

SÉRIE A N° 296

N° D'ORDRE

951

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M.-A. AMAUDRUT

1^{re} THÈSE. — LA PARTIE ANTÉRIEURE DU TUBE DIGESTIF ET LA TORSION
CHEZ LES MOLLUSQUES GASTÉROPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *20* Juin 1898, devant la Commission d'examen

MM. BONNIER.....	<i>Président.</i>
MUNIER-CHALMAS.....	} <i>Examineurs.</i>
GIARD	

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

—
1898

SÉRIE A N° 296

N° D'ORDRE

951

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M.-A. AMAUDRUT

1^{re} THÈSE. — LA PARTIE ANTÉRIEURE DU TUBE DIGESTIF ET LA TORSION
CHEZ LES MOLLUSQUES GASTÉROPODES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *20* Juin 1898, devant la Commission d'examen

MM. BONNIER.....	<i>Président.</i>
MUNIER-CHALMAS.....	} <i>Examineurs.</i>
GIARD.....	



PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1898

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBOUX. Géométrie supérieure.
Professeur honoraire...	HERMITE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	TROOST..... Chimie.
	FRIEDEL..... Chimie organique.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Physique mathématique et calcul des probabilités.
	PICARD..... Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Professeurs.....	POINCARÉ..... Astronomie mathématique et mécanique céleste.
	Yves DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	Gaston BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF..... Astronomie physique.
	KOENIGS..... Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN..... Géographie physique.
	GOURSAT..... Calcul différentiel et calcul intégral.
Professeurs adjoints....	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	PELLAT..... Physique.
	PUISEUX..... Mécanique et Astronomie.
Secrétaire... ..	FOUSSEREAU.

A

M. EDMOND PERRIER

PROFESSEUR AU MUSÉUM, MEMBRE DE L'INSTITUT

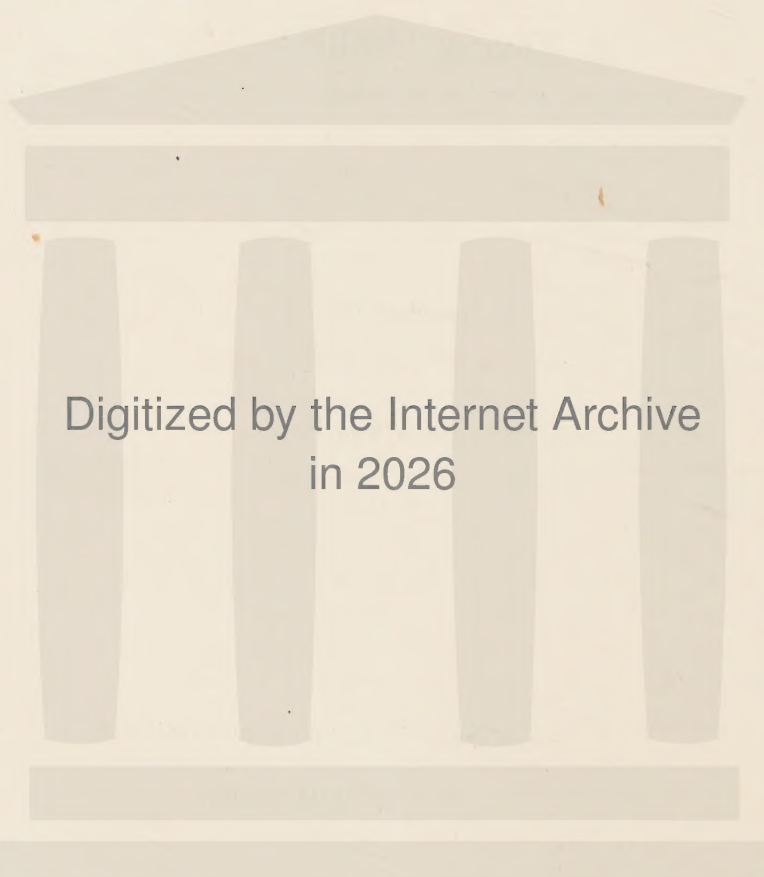
A mon excellent ami

E.-L. BOUVIER

PROFESSEUR AU MUSÉUM

Témoignage d'affectueuse reconnaissance.

A. AMAUDRUT.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552025_0013

LA PARTIE ANTÉRIEURE DU TUBE DIGESTIF

ET LA TORSION

CHEZ LES MOLLUSQUES GASTÉROPODES

Par M. Alexandre AMAUDRUT

INTRODUCTION

Dans ces derniers temps les Mollusques ont été l'objet d'études approfondies, la plupart des organes ont été étudiés comparativement dans tous les groupes. Une étude semblable n'a jamais été entreprise pour la partie tout à fait antérieure du tube digestif, qu'on désigne ordinairement sous le nom de bulbe. A part un travail de Geddes, dans lequel l'auteur compare les bulbes de Patelle, *Loligo* et Buccin, on ne trouve de renseignements sur cet organe que dans les monographies. Dans le but de combler cette lacune et pour juger tout d'abord de l'intérêt que pouvait présenter le sujet, j'ai commencé par disséquer des animaux appartenant à des groupes divers. Cet essai m'ayant montré que dans tous, le bulbe présente des caractères fondamentaux communs et des caractères secondaires variables, j'ai cherché les causes déterminantes de ces variations, et les ayant présumées dans les modifications qui intéressent la région céphalique, j'ai étudié les états divers de cette dernière dans la série des Prosobranches.

Ce second point m'a permis de distinguer chez les Prosobranches supérieurs deux types de trompe bien caractérisés et en harmonie chacun avec les variations présentées par la structure du bulbe. Passant ensuite des Prosobranches supérieurs aux formes plus archaïques, j'ai pu remonter ainsi à l'origine de ces trompes et attribuer les causes de leur différenciation à des différences de niveau dans la région de croissance qui les a produites.

Après avoir étudié les différentes parties constitutives du bulbe, en allant des Diotocardes aux Rhachiglosses, et montré que les différences de structure sont en rapport avec la présence ou l'absence de la trompe et l'état de cette dernière, j'ai cherché à expliquer le mécanisme de la radule. J'ai distingué dans celle-ci des mouvements d'ensemble communs à tous les Mollusques et des mouvements variables en rapport avec la forme du bulbe et des dents, avec la présence ou l'absence des mâchoires et avec le régime de l'animal.

A la face supérieure du bulbe et à la naissance de l'œsophage appartiennent des dilatations symétriques déjà connues chez quelques Diotocardes sous les noms de poches buccales et de poches œsophagiennes. J'ai montré l'existence des unes et des autres dans tout ce groupe et j'ai cherché leurs homologues chez les Monotocardes. Les premières disparaissent de bonne heure, mais il n'en est plus de même des secondes, qui, sauf de rares exceptions, se rencontrent dans toute la série des Prosobranches, où elles constituent les organes connus sous les noms de jabot, glande de Leiblein, glande à venin.

J'ai cherché à déterminer les causes de ces transformations et je crois avoir réussi à démontrer qu'elles existent dans les états divers que présente la trompe. Lorsque celle-ci se développe, elle tend à entraîner avec elle le bulbe et les poches œsophagiennes, mais, comme la section de l'appareil proboscidien est plus faible que celle de la cavité antérieure primitive, le bulbe et la partie antérieure des

poches subissent un étirement que l'on peut comparer à un passage à la filière ; de là l'allongement du bulbe et la division des poches en deux parties : l'une antérieure située dans l'intérieur de la trompe et l'autre postérieure qui est restée en place dans la cavité antérieure du corps pour constituer le jabot. Ce dernier constitue encore une glande intrinsèque, mais chez les Prosobranches supérieurs à trompe plus longue, il s'est séparé de l'œsophage pour donner une glande extrinsèque. Chez les uns, la séparation s'est faite d'avant en arrière, pour donner la glande de Leiblein ; chez les autres, elle s'est produite d'arrière en avant pour aboutir à la glande à venin. La glande de Leiblein ne se rencontrant que chez les formes à trompe longue et normale, et la glande à venin que chez les formes à trompe spéciale, j'ai cherché à rattacher l'évolution de ces formations glandulaires au développement de l'appareil proboscidien.

Les poches œsophagiennes des Diotocardes présentent toujours des preuves certaines d'un mouvement de torsion d'environ 180°, de droite à gauche, en passant par la face supérieure. Dans leur intérieur, il existe toujours au moins deux bourrelets supérieurs, sur lesquels il est facile de suivre la torsion. En général aussi, elles sont limitées en avant par la branche supérieure de la chiasstoneurie, qui passe obliquement sur l'œsophage de droite à gauche et d'avant en arrière, et par l'aorte antérieure qui passe transversalement sur l'œsophage, mais en arrière des poches.

Chez les Monotocardes à trompe, l'existence des bourrelets supérieurs est la règle ; ils s'étendent toujours de la région supéro-postérieure du bulbe jusqu'à la partie postérieure du jabot ou à l'orifice du canal excréteur de la glande de Leiblein. Ils sont rectilignes dans la trompe, mais au niveau de la cavité antérieure ils sont tordus de 180°, ce qui m'a permis de considérer le jabot et la glande de Leiblein comme appartenant morphologiquement à la face inférieure de l'œsophage ramenée en haut par la torsion. De plus, les relations de ces formations glandulaires avec

l'aorte et le nerf de la chiasstoneurie étant les mêmes que chez les Diotocardes, j'ai pu aussi les considérer comme homologues des poches œsophagiennes de ces derniers.

Après avoir constaté la constance de ces relations dans les différents groupes de Prosobranches, j'ai cherché si quelque chose de semblable se rencontrait chez les Opisthobranches. Dans les formes les plus primitives des Tectibranches, le gésier m'a montré les mêmes rapports que le jabot des Ténioglosses, mais à mesure qu'on s'éloigne de ces formes primitives, l'aorte et la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie tendent à prendre des positions différentes, et chez les Tectibranches récents, elles ne croisent plus la partie antérieure du tube digestif.

La torsion constante des organes contenus dans la cavité antérieure des Prosobranches et des Tectibranches anciens, et la détorsion d'une partie seulement de ces mêmes organes chez les Tectibranches récents, m'ont conduit à rechercher si ces faits sont en harmonie avec les théories émises sur la torsion et la détorsion des Gastéropodes.

Ce travail a été fait à Vesoul, loin des laboratoires où l'on trouve toujours, avec les matériaux nécessaires, les renseignements indispensables. Je ne saurais cependant réclamer l'indulgence du lecteur en invoquant les conditions défavorables dans lesquelles j'étais placé, car renseignements et matériaux ne m'ont pas fait défaut, grâce à l'obligeance de MM. Bouvier et Perrier, professeurs du Muséum. M. Bouvier, après m'avoir indiqué mon sujet, n'a cessé d'en suivre le développement avec une grande sollicitude, mettant en quelque sorte à ma disposition ses connaissances approfondies du groupe des Prosobranches : aussi je lui adresse ici le témoignage de ma plus vive reconnaissance. M. Perrier, avec une grande bienveillance, a bien voulu ouvrir pour moi les riches collections du laboratoire de malacologie et présenter à l'Institut les notes relatives à mes recherches. Je le prie de vouloir bien agréer mes remerciements sincères. Je remercie également MM. de Rochebrune, Bernard, Mabille,

Lebrun et Richard, assistants et préparateurs au laboratoire de malacologie du Muséum, aux connaissances desquels j'ai eu recours pour les renseignements techniques et la détermination des espèces.

A la fin de ce travail on trouvera le plan que j'ai suivi. Je l'ai relégué à cette place afin de pouvoir indiquer en regard de chaque chapitre la page correspondante.

CAVITÉ ANTÉRIEURE DES PROSOBRANCHES.

Dans la plupart des Mollusques Prosobranches on peut distinguer deux cavités renfermant chacune des organes particuliers. L'une supérieure, ou cavité palléale, dans laquelle se trouvent l'organe respiratoire, le cœur, le rein et les parties terminales du tube digestif et de l'appareil génital. L'autre inférieure, ou cavité générale, qui est susceptible d'être divisée à son tour en deux autres : l'une antérieure, l'autre postérieure. La cavité antérieure contient le bulbe, l'œsophage et ses dilatations : poches œsophagiennes, jabot, pharynx de Leiblein, glande de Leiblein, glande à venin, l'appareil salivaire tout entier, les principaux centres nerveux et l'aorte antérieure. En général, elle s'étend en arrière aussi loin que la cavité palléale et son plafond sert de plancher à la cavité respiratoire; en général aussi les dimensions de ces deux cavités sont en rapport avec les dimensions du dernier tour de la coquille. La cavité postérieure comprend les organes du tortillon : l'estomac, les circonvolutions intestinales, le foie, les glandes de l'appareil génital. Elle est protégée par les autres tours de la coquille. Dans les formes les plus archaïques, la division de la cavité générale en deux autres n'est pas encore bien établie. Chez *Chiton* par exemple, l'estomac est situé immédiatement en arrière du bulbe et est recouvert de nombreux diverticulums hépatiques et d'anses intestinales; chez les *Haliotides* l'une de ces anses s'avance du côté droit jusque dans le voisinage du tentacule et chez les *Nérítidés* et les *Navicellidés* les circonvolutions intestina-

les recouvrent les glandes salivaires et viennent buter contre le bulbe.

Si nous remarquons que chez les Prosobranches supérieurs, le tortillon s'étend plus loin en arrière et la tête plus loin en avant que chez les Diotocardes, nous pouvons admettre que les causes de la localisation des organes dans deux cavités distinctes sont dues à des allongements produits aux deux extrémités du corps de l'animal. Dans ce travail nous ne nous occuperons que de l'allongement antérieur.

La cavité antérieure se continue en avant dans la tête.

Celle-ci, plus ou moins distincte, est située au-dessus du pied; elle contient dans son intérieur le bulbe, et porte à sa surface les organes des sens. L'allongement antérieur s'étant toujours produit en avant du manteau, les relations de ce dernier avec la tête sont très variables. Il la recouvre complètement chez Chiton, Patelle, tandis que chez les autres il la laisse plus ou moins à découvert.

Déjà chez les Diotocardes, les organes situés dans la cavité antérieure, en arrière du bulbe, présentent un indice certain de torsion à gauche. L'allongement antérieur ayant particulièrement intéressé la tête, ou une faible région du dos située en arrière de celle-ci, les organes de cette cavité antérieure sont restés en place, sauf le bulbe toutefois qui a suivi l'orifice buccal, entraînant avec lui l'œsophage, les canaux excréteurs des glandes salivaires, l'artère antérieure et les muscles rétracteurs du bulbe, et comme l'allongement est postérieur à la torsion, il en résulte qu'après cette modification, la cavité antérieure contient en arrière des organes tordus qui se continuent en avant par des parties rectilignes.

L'allongement antérieur ne s'est pas toujours produit au même point. Si on examine une tête de Diotocarde, elle se montre constituée par une portion détachée du corps, à laquelle on donne généralement le nom de muflle et qui porte latéralement les tentacules, plus ou moins éloignés du som-

met et divisant ce muflle en deux régions; l'une pré-tentaculaire, l'autre post-tentaculaire. L'allongement s'est produit sur l'une ou sur l'autre de ces deux régions, ou encore en arrière, dans la partie dorsale, non encore séparée du pied. Tantôt la croissance s'est produite sur une seule de ces trois régions, à l'exclusion des autres, tantôt au contraire elle s'est produite sur les trois régions simultanément ou sur deux seulement. De là les formes si variées que présente la tête des Prosobranches.

Je donnerai le nom d'*allongement terminal* à l'allongement produit en avant des tentacules, et je désignerai les deux autres sous les noms d'*allongements intercalaires post-tentaculaire* et *dorsal*.

Chez les Monotocardes les plus inférieurs (Paludine, Bythinie, Cérithes, Ampullaire, Cyclophore) l'allongement se produit faiblement, mais sur les trois régions. Il en résulte un muflle plus long que celui des Diotocardes, avec les tentacules à peu près au milieu de sa longueur : quant au bord du manteau, il se trouve déjà rejeté assez loin de la partie postérieure du muflle.

Dans le Xénophore (fig. 4, *t*, et 69, Pl. IX), l'allongement intercalaire dorsal a reporté en avant, loin du bord du manteau, la tête avec les tentacules et les yeux.

L'allongement terminal est le plus fréquent et se rencontre seul chez la plupart des Proboscidiifères (Buccin, Murex, Pourpre, etc.), où il donne une trompe normale acrembolique ou pleurembolique (fig. 2, *t*).

Les allongements terminal et intercalaire dorsal se rencontrent chez les Strombes, les Rostellaires, les *Chenopus* (fig. 3, *t*). Chez ces animaux, on voit se dégager du manteau un corps cylindrique portant, à peu près vers le milieu de sa face supérieure, les tentacules, entre lesquels l'allongement terminal a produit la trompe. Ces trois organes : tentacules et trompe, ne sont pas portés sur une saillie commune, mais se détachent au niveau de la surface du corps cylindrique. La région située en arrière des tentacules, jus-

qu'au point d'insertion du manteau, indique la part qui revient à l'allongement intercalaire dorsal. En avant des tentacules se trouve le col pédieux terminé par une sole pédieuse rudimentaire et par l'opercule.

Dans les Cassis, Cassidaire, *Dolium*, Pyrule, Cône, *Terebra* (fig. 4; *t*, et 1, 2, 3, 4, 5, Pl. I), les allongements ont

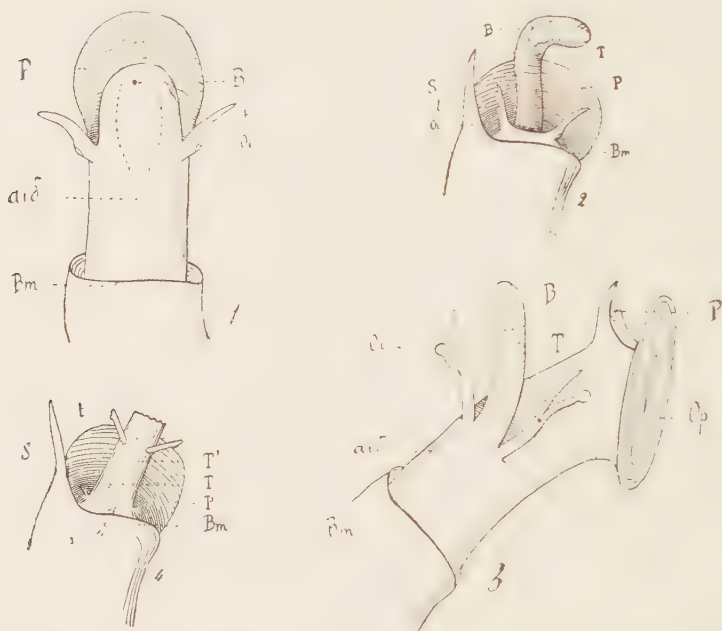


Fig. 1, 2, 3, 4. — Têtes de Mollusques montrant les différentes régions de croissance. — 1, Xénophore; 2, Buccin; 3, Strombe; 4, Cône; *aid*, allongement intercalaire dorsal; T, trompe formée par croissance terminale; T', trocart dû à un allongement intercalaire post-tentaculaire; B, bulbe; *t*, tentacule; *oi*, œil; S, siphon; Bm, bord du manteau; P, pied.

intéressé les parties primitivement libres du muflle, situées à la fois en avant et en arrière des tentacules. L'allongement terminal a produit la trompe proprement dite (T) et l'allongement intercalaire post-tentaculaire a donné un tube protecteur (T') dans lequel se meut la trompe.

Après avoir défini les différentes régions de croissance, je me propose de revenir avec plus de détails sur la trompe

normale formée par allongement terminal et sur les formations proboscidiennes à tube protecteur.

I. — ALLONGEMENT TERMINAL.

a. *Origine des muscles rétracteurs de la trompe.* — Il existe tous les passages entre le mutle, la trompe acrembolique et la trompe pleurembolique.

Dans les Chénopidés, les Calyptréidés et les Strombidés, la trompe se présente encore sous l'aspect d'un mutle allongé, dont la base se continue, sans repli, avec les téguments situés entre les tentacules; on peut, avec Macdonald (1), désigner cette saillie sous le nom de mutle proboscidiiforme. Sur des animaux conservés dans l'alcool, je l'ai rarement trouvée invaginée.

Le mutle et la trompe sont toujours formés de fibres circulaires externes et de fibres longitudinales internes, celles-ci toujours plus développées en arrière qu'en avant. Chez les Diotocardes et les Mollusques à mutle proboscidiiforme (Strombe, Rostellaire), la face interne est tapissée de faisceaux musculaires longitudinaux disposés régulièrement. On n'observe pas de faisceaux libres, détachés de la paroi et destinés à agir plus spécialement dans la rétraction. Mais il n'en est plus de même chez les animaux à trompe nettement invaginable: des muscles longitudinaux se sont détachés de la couche interne et président plus directement aux mouvements de rétraction. Ils restent attachés en avant à la face interne de la trompe et en arrière à la paroi de la cavité générale, leur partie moyenne restant libre dans cette dernière.

Chez les *Native* et les *Cypræa* (fig. 6, Pl. I), la trompe évaginée se présente sous la forme d'un cylindre assez court, portant à sa base les tentacules et contenant le bulbe. Si sur un animal à trompe rétractée, on fend en long les parois dorsales et qu'on rejette à droite et à gauche les bords cou-

(1) Macdonald, *General Classification of the Gasteropodes* (Trans. of the Linn. Soc. of Lond., 1860, t. XXIII).

pés (fig. 7, Pl. I), on trouve en avant, dans la cavité générale, la trompe invaginée (T) se continuant en arrière par le bulbe (B), et à la limite des deux organes, les colliers nerveux. Le bulbe se continue en arrière par un œsophage court, formant un repli à convexité antérieure, caché par le jabot et la face postérieure du bulbe. Quand la trompe passe de l'état de rétraction à l'état d'évagination, le bulbe franchit les colliers nerveux et l'anse œsophagienne prend une direction rectiligne. Quant au jabot et aux colliers nerveux, ils restent en place, ce qui explique les positions diverses des ganglions cérébroïdes par rapport au bulbe.

La cavité antérieure ne présente plus cette constante uniformité dans la répartition des fibres longitudinales. Selon quatre lignes symétriques deux à deux, les fibres longitudinales se sont concentrées pour former des faisceaux chargés d'agir plus spécialement sur la trompe. Les faisceaux supérieurs (*mrs*) ne sont pas encore complètement séparés des parois sous-jacentes, ils forment deux cordons longitudinaux confondus en arrière avec les fibres longitudinales voisines, mais en avant ils sont fortement en relief. Ils ne se terminent pas brusquement au point où la partie antérieure de la trompe invaginée se rattache aux parois du corps, *mais leurs fibres se réfléchissent d'avant en arrière, pour se terminer dans la trompe à différents niveaux ; les plus superficielles allant le plus loin et atteignant la limite de séparation de la trompe et du bulbe.*

Les faisceaux inférieurs (*mri*) naissent plus loin en arrière que les précédents, ils débutent par une partie commune faisant saillie, au-dessus du muscle columellaire, mais fixée encore à ce dernier. En arrière des ganglions pédieux, ils se détachent des parois sous-jacentes et se séparent pour former deux cordons distincts qui traversent les colliers œsophagiens. Si on rabat la trompe en avant, de manière à ramener en haut la face inférieure, on voit ces faisceaux conserver leur individualité jusqu'à l'origine de la trompe rétractée où ils paraissent se fixer, mais en réalité leurs fibres

vont plus loin et, comme pour le muscle supérieur, les plus superficielles atteignent la limite du bulbe et de la trompe.

Nous pouvons représenter schématiquement l'appareil proboscidien de *Cypræa* de la manière suivante : Lorsque la trompe est évaginée (fig. 5, *t*) il existe dans son intérieur un système de muscles symétriques dont les fibres s'étalent sur sa face interne, dans la région comprise entre les tentacules et le point où elle se rattache au bulbe. Les fibres externes de ces muscles sont les plus courtes et se fixent dans le voisinage des tentacules, les fibres internes plus longues atteignent la limite de la trompe et du bulbe.



Fig. 5, 6. — Figures schématiques montrant les trompes évaginée (5) et invaginée (6) de *Cypræa*. — T, trompe; B, bulbe; Oe, œsophage; mr, muscles rétracteurs de la trompe.

A l'état de rétraction (fig. 6, *t*), la trompe invaginée se continue en arrière par le bulbe; les muscles rétracteurs paraissent fixés dans le voisinage du tentacule, ce qui rend douteux le rôle qu'ils jouent dans le mécanisme de l'invagination. En réalité les fibres ont conservé leurs positions relatives; les plus internes s'insèrent toujours au sommet de la trompe et les externes dans le voisinage du tentacule.

b. Origine de la trompe pleurembolique. Gaine de la trompe. — La trompe de *Cypræa* appartient, comme on sait, au type des trompes acremboliques, ou invaginables à partir du sommet. Si l'allongement terminal se continue sans que les fibres musculaires des rétracteurs suivent

rigoureusement cet allongement, on passe de la figure 5, *t* à la figure 7, *t*. Cette trompe se continue sans repli avec les téguments compris entre les tentacules, dont elle est le prolongement direct : son aspect extérieur est le même que celui d'une trompe évaginée de *Cyprea*, avec cette seule différence qu'elle est plus longue. C'est donc encore une trompe complètement évaginable, mais qui n'est *plus complètement invaginable*. En effet, sous l'effort du muscle rétracteur la partie *ba* prend la position *b'a'* (fig. 8, *t*) et la partie *as*

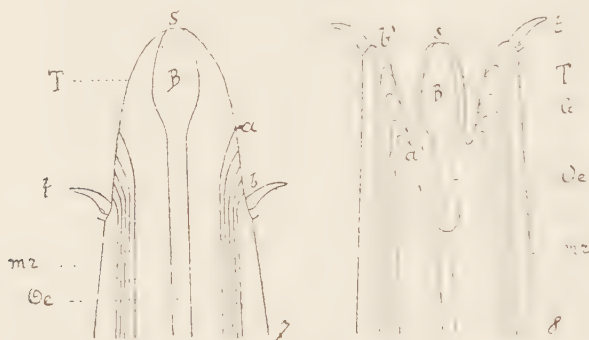


Fig. 7, 8. — Figures schématiques montrant les trompes évaginée (7) et invaginée (8) de *Murex brandaris*. — T, trompe; *sa*, portion antérieure de la trompe qui n'abandonne pas l'œsophage; *ab*, portion inférieure qui forme la gaine pendant l'invagination; B, bulbe; Oe, œsophage; *mr*, muscles rétracteurs.

conserve ses positions relatives avec le bulbe et l'œsophage. Dès lors nous aurons à distinguer dans la trompe : une région antérieure se déplaçant en ligne droite, comme un piston dans son corps de pompe, et une autre postérieure servant à rattacher la base du piston aux téguments voisins des tentacules. Cette dernière, qu'on désigne sous le nom de gaine (1), peut se placer dans le prolongement de la première pendant l'évagination et présenter les caractères de la trompe.

Les deux régions ne sont pas toujours bien délimitées en arrière, au point *a'*. Sous l'effort plus ou moins violent des

(1) Bouvier, *Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches* (Thèse de Paris, 1887, p. 237).

muscles rétracteurs, une partie de la gaine peut devenir trompe ou réciproquement.

L'état que nous venons de décrire se rencontre chez les Muricidés et les Purpuridés. Par exemple, sur un animal de *Murex brandaris* L. ouvert selon une ligne longitudinale médiane et dorsale (fig. 8, Pl. I), la trompe étant à l'état de rétraction, on observe dans la partie antérieure de la cavité générale, immédiatement en arrière des tentacules, une grosse masse ovoïde (*ga*) qui représente la gaine rattachée en avant aux parois de cette cavité selon une ligne annulaire. Sa face supérieure est recouverte en grande partie par les glandes salivaires (*gln*). Ça et là, de sa face supérieure, se détachent, en avant, de minces tractus musculaires qui se portent sur les parois du cou. En arrière la gaine vient buter contre le bord antérieur de la puissante glande de Leiblein. Si on dilacère la partie supéro-antérieure de la gaine on met à découvert l'extrémité de la trompe (*T*) qui fait librement saillie dans son intérieur.

Dans la cavité antérieure, à droite et à gauche de la gaine, on remarque les deux gros muscles rétracteurs *mr, m'r'*. Ils se détachent des parois latérales, assez loin en arrière, au niveau de la petite glande, d'aspect framboisé, qui se trouve à l'entrée du canal excréteur de la glande impaire. Ils ont une direction oblique de haut en bas, d'arrière en avant et de l'extérieur à l'intérieur. Ces directions les amènent à occuper en avant la face inférieure de la gaine, où ils paraissent se terminer, mais si on soulève la gaine et qu'on fasse exécuter à sa partie postérieure un mouvement de rotation de 180°, autour de son extrémité antérieure, de manière à ramener en haut sa face inférieure, on s'assure sans difficulté que cette insertion n'est qu'apparente (fig. 9, Pl. I). Le faisceau nous apparaît encore en relief sur le fond de la gaine et peut être suivi jusqu'à l'extrémité postérieure de celle-ci. Avec un peu plus d'attention, on s'assure que les fibres du faisceau s'arrêtent à différents niveaux sur la gaine : les plus superficielles atteignent sa partie postérieure et se

réfléchissent même quelque peu dans l'intérieur de la trompe.

Les muscles rétracteurs ont une couleur d'un blanc nacré, avec striation transversale qui pourrait faire croire à l'existence d'un muscle à fibres annulaires; mais il n'en est rien, ces muscles sont formés exclusivement de fibres longitudinales. La striation transversale est probablement due aux plissements en zigzags que les fibres ont dû prendre pour se raccourcir, et cet état plissé du muscle n'est peut-être pas étranger à son aspect nacré.

c. *Gaine libre et gaine fixée.* — Dans les types précédents, la gaine invaginée se continue seulement en avant avec les téguments, elle ne présente aucune adhérence avec les parois de la cavité antérieure, elle est même séparée de ces parois par les faisceaux des rétracteurs; mais chez les types à trompe plus longue, il n'en est plus de même: la partie antérieure de la gaine se soude plus ou moins aux parois internes, et dès lors, il y a lieu de distinguer, avec Oswald (1), deux parties dans cet organe: la partie soudée immobile et la partie libre qui peut devenir alternativement gaine et trompe.

On peut se demander comment s'est constituée cette soudure de la partie antérieure de la gaine?

Il est évident qu'elle n'a pu se produire qu'à la condition que l'insertion antérieure du muscle rétracteur se déplace elle-même en avant. La question se trouve ainsi ramenée à la cause de ce déplacement.

Si nous observons les positions relatives des fibres de ce muscle, dans les deux états de protraction et de rétraction de la trompe, nous voyons que les fibres internes, celles qui s'insèrent le plus loin sur la trompe, exécutent des mouvements d'une grande amplitude, tandis que les externes, qui s'insèrent dans le voisinage du tentacule, conservent une position à peu près constante.

(1) Oswald, *Der Rüsselapparat der Prosobranchier* (Jen. Zeitschrift für Nat., 28^e vol., 1894, p. 132).

Des considérations que j'indiquerai plus loin, au sujet du mécanisme de l'invagination, me permettent de dire que la contraction des fibres n'est pas simultanée, mais successive, elle se produit des plus grandes aux plus petites, de l'intérieur à l'extérieur. Si nous observons que le sommet de la trompe sur l'animal vivant exécute des mouvements d'amplitude moyenne, que c'est seulement dans les cas de danger que l'animal rétracte violemment sa trompe, nous en concluons que les fibres internes sont, pour ainsi dire, en acti-

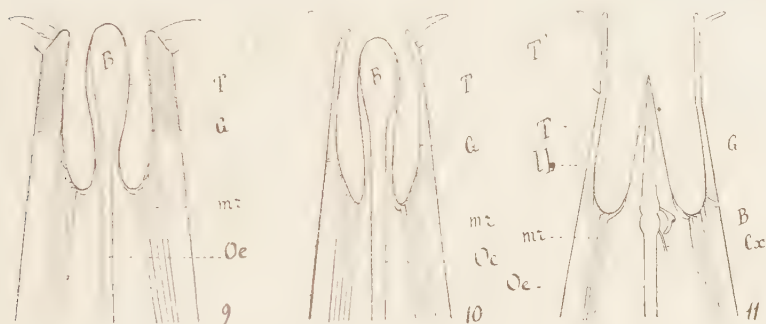


Fig. 9, 10, 11. — Trompes rétractées de Ranelle, de Buccin et de Cône. — T, trompe; T', trocart; G, gaine de la trompe; B, bulbe; Oe, œsophage; Cx, canal excréteur de la glande à venin; tb, tube buccal; mr, muscle rétracteur de la trompe.

tivité permanente, tandis que le repos est l'état à peu près normal des fibres externes. Les relations qui existent entre le travail d'un muscle et son développement nous permettent donc de dire que le déplacement du muscle est dû à une hypertrophie de sa face interne et une atrophie de sa face externe.

L'anatomie comparée confirme cette manière de voir, en nous montrant tous les passages entre les gaines libres et les gaines moins ou plus soudées en avant. Dans *Ranella* (*Triton giganteum*) (fig. 15, Pl. II), la partie fixée de la gaine est courte et non soudée; entre elle et les parois céphaliques existe un intervalle très net, traversé par des tractus musculaires allant d'une face à l'autre. En arrière,

ces tractus deviennent de plus en plus longs et de plus en plus forts : les derniers, qui s'insèrent le plus loin en arrière, se fixent en avant, non plus sur la gaine, mais sur la face interne de la trompe quand celle-ci est projetée en avant.

Si les filaments musculaires compris entre la gaine et la paroi du corps se raccourcissent encore, les surfaces qu'ils réunissent arriveront en contact, pourront se fusionner, et cela d'autant plus facilement que ces deux surfaces ont même structure histologique, puisque la face externe de la gaine est la continuation de la paroi interne du corps. Cette disposition se présente chez *Cassidaria echinophora*, où la gaine se compose nettement de deux parties : l'une antérieure qu'il est impossible de détacher des parois du corps, l'autre postérieure, mobile, pouvant faire partie de la trompe quand celle-ci est projetée au dehors.

Si la soudure se poursuit plus loin en arrière, on arrive à l'état décrit par Oswald chez le Buccin.

Les figures demi-schématiques 9 et 10 représentent les trompes rétractées de Ranelle et de Buccin.

II. — ALLONGEMENTS TERMINAL ET INTERCALAIRE POST-TENTACULAIRE.

Ces deux allongements se sont produits : l'un en avant des tentacules, et a donné une trompe normale analogue à celle du type précédent ; le second, en arrière des tentacules et a reporté ceux-ci à une certaine distance en avant, de manière à constituer un tube qui ressemble extérieurement à une trompe acrembolique évaginée, mais *on ne rencontre pas le bulbe à son extrémité* (fig. 4 et 11, t). A son sommet, les parois externes se replient d'avant en arrière, pour le doubler intérieurement. La partie ainsi repliée pénètre dans la cavité antérieure, à la face interne de laquelle elle reste également soudée sur une longueur plus ou moins considérable pour constituer la partie fixe de la gaine, puis elle devient libre et se réfléchit en avant pour se continuer avec

la trompe. La figure schématique 11. 7, fait suffisamment comprendre cette disposition.

Les deux allongements n'ont pas été simultanés, mais successifs, et l'allongement terminal a dû se produire le premier. En effet :

1° Si l'allongement intercalaire s'était produit le premier, on devrait le rencontrer seul chez les formes les plus archaïques : or on ne le rencontre que chez les formes relativement récentes et toujours associé à l'allongement terminal. Il présente son maximum de développement chez les Cônes et les *Terebra* que l'on considère comme occupant le sommet de la série des Prosobranches;

2° Si l'allongement intercalaire avait précédé l'allongement terminal, le jeu des muscles rétracteurs aurait ramené dans l'intérieur du corps, et dès le début, cette partie nouvellement formée, et on devrait trouver les tentacules attachés à la partie fixe de la gaine.

C'est chez les Cônes et les *Terebra* que le fonctionnement de cet allongement intercalaire a produit son maximum d'effet ; mais on le rencontre déjà, à des degrés moindres, chez les animaux suivants : *Cassis saburon*, *Cassidaria thyrrina*, *Dolium*, *Pyrula ficus*. Pour plus de commodité dans la description, et surtout pour distinguer tout de suite cette formation, du mutle des Diotocardes, je la désignerai sous le nom de *trocart*, que je lui ai donné chez les Cônes et les *Terebra* (1).

Dans le *Cassis saburon* (fig. 3, Pl. I), existe au-dessus du pied et en avant du bord antérieur du manteau un trocart (T) en forme de tronc de cône dont la petite base est dirigée en avant ; sa longueur est d'environ 6 millimètres, le diamètre de sa petite base 4 millimètres et celui de sa grande base 17 millimètres. Celle-ci se continue sans interruption avec les téguments du dos, la petite porte latéralement les tentacules. En ouvrant le tronc de cône selon une génératrice

(1) A. Amaudrut, *Contribution à l'étude de la région antérieure de l'appareil digestif chez les Sténoglosses supérieurs* (Comptes rendus, 1896).

supérieure et médiane, on met à découvert une trompe de même forme, mesurant 12 millimètres de long, 3 millimètres de largeur à la base et 2 millimètres seulement au sommet. En arrière, les deux troncs de cône sont en continuité de tissus par l'intermédiaire de la partie libre de la gaine. A part la forme conique des parties et la position des tentacules, l'appareil répond au type des trompes pleuremboliques normales avec gaine libre et gaine fixée.

Dans *Cassidaria thyrrena* (fig. 4, Pl. I) les caractères sont les mêmes, seulement la trompe est plus forte et atteint 25 millimètres de long.

Chez *Dolium olearium* (fig. 1, Pl. I), le trocart T' mesure 17 millimètres de long, 15 millimètres de largeur à la base et 10 au sommet. La trompe (T, fig. 2, Pl. I) présente deux parties : l'une antérieure, cylindrique sur une longueur de 15 millimètres; l'autre postérieure, qui va en s'élargissant de plus en plus en arrière, où elle s'unit au trocart. La partie fixée de la gaine est considérable par rapport à la partie libre. La trompe étant ouverte (fig. 12, Pl. II), on observe dans sa région postérieure un fort bourrelet annulaire (*br*) qui sert de limite à la trompe et à la gaine. En avant, ce bourrelet détache de nombreux faisceaux musculaires, dont les uns se portent sur la face interne de la trompe et les autres directement sur le bulbe. Sur la face postérieure du bourrelet se terminent les nombreux tractus musculaires issus des parois dorsales et latérales de la cavité antérieure.

Ces trois genres présentent entre eux des caractères communs qui les éloignent des types à trompe pleurembolique normale. La trompe est courte, conique, peu susceptible d'effectuer de grands déplacements, surtout en arrière, car chez tous les individus que j'ai étudiés, elle faisait saillie à l'extérieur du trocart, tandis qu'en arrière elle venait buter contre les puissantes glandes salivaires. Les positions de celles-ci et des centres nerveux sont aussi caractéristiques et différentes des positions des mêmes organes chez les Pur-

puridés, Muricidés, Buccinidés. Chez ces derniers, lorsque la trompe est rétractée (fig. 13, Pl. II), les colliers nerveux (Gc) sont placés sous la région antérieure de la gaine, c'est-à-dire à une faible distance des tentacules. Les glandes salivaires normales et les glandes salivaires annexes, quand elles existent, occupent les mêmes positions que les centres nerveux. L'œsophage (Oe) décrit une courbe très accentuée sous la gaine, pour venir traverser en avant les colliers nerveux. En un point de cette partie réfléchie on remarque la dilatation désignée sous le nom de pharynx de Leiblein.

Chez *Cassis saburon*, *Cassidaria thyrrrena*, *Dolium olearium*, les positions relatives des organes sont tout autres. Les colliers nerveux (Gc, fig. 12, Pl. II) et les glandes salivaires sont situés en arrière de la gaine rétractée, l'œsophage est rectiligne (*Dolium*) ou légèrement coudé (*Cassis*, *Cassidaria*). La région postérieure de l'appareil proboscidien vient buter contre la face antérieure des grosses glandes salivaires (fig. 4, Pl. I). Le pharynx de Leiblein fait défaut.

Ces dispositions, que nous retrouverons également chez les formes suivantes : Pyrule, Cône, *Terebra*, avec des trocarts et des trompes beaucoup plus développés, nous permettent de faire une remarque au sujet des deux allongements, terminal et intercalaire post-tentaculaire.

Il est évident que si l'allongement intercalaire avait commencé à se produire seulement lorsque l'allongement terminal était achevé, les organes précités seraient recouverts par la trompe rétractée. Nous admettrons donc qu'à un certain moment, la rétraction de la trompe se trouvant gênée par les glandes salivaires, l'allongement intercalaire a pris naissance. Nous comprendrons facilement le rôle de ce trocart par les considérations suivantes : Si l'allongement terminal avait continué à se produire seul, il aurait donné une trompe plus ou moins grande, que l'animal aurait été impuissant à protéger pendant la rétraction; c'est alors que l'allongement intercalaire s'est manifesté, produisant un tube protecteur de la trompe rétractée. A partir de là les

deux allongements sont devenus simultanés : le besoin de protection étant en rapport avec l'importance de l'organe à protéger.

Les *Pyrules* (*P. ficus*) nous présentent un appareil proboscidien très anormal en apparence. Le trocart (T', fig. 14, Pl. II), long d'environ 12 millimètres, est caché en grande partie par le manteau ; de forme conique, il porte les tentacules à son extrémité. La gaine volumineuse (*ga*) vient buter en arrière contre le jabot (J). La trompe (T, fig. 10, Pl. I) présente une partie postérieure très dilatée de forme ovoïde et une partie antérieure beaucoup plus grêle, en forme de tronc de cône, à petite base dirigée en avant. Dans son intérieur (fig. 11, Pl. I), on trouve un tube long de 60 millimètres, rectiligne en avant dans la région grêle de la trompe, et fortement replié en zigzag en arrière ; ce qui explique la dilatation de cette région postérieure de la trompe. Le tube de 60 millimètres de long présente deux régions bien distinctes séparées par une dilatation (B) qui n'est autre chose que le bulbe. La région antérieure, longue de 40 millimètres, est ouverte en avant, vers le sommet de la trompe, avec lequel elle se continue ; ses parois sont épaisses et sa lumière assez grande. Il est bien probable qu'à l'état de protraction de l'appareil, les 40 millimètres se dévaginient de manière à amener le bulbe en avant, et augmenter ainsi les dimensions de la trompe.

Le trocart nous apparaît ici comme un organe protecteur insuffisant ; mais pour suppléer à cette insuffisance, le sommet de la trompe est redevenu invaginable. De nombreux muscles fixés, d'une part sur les parois internes de la trompe et d'autre part sur les 40 millimètres invaginés, président aux mouvements d'invagination de cette partie antérieure de la trompe.

La deuxième portion du tube, celle qui fait suite au bulbe, et qui appartient à l'œsophage, est également repliée en zigzag ; sa longueur est de 20 millimètres, sa largeur et sa lumière sont de dimensions deux fois moindres que celles de

la partie antérieure au bulbe. A sa sortie de l'appareil proboscidien, l'œsophage ne présente pas le coude que l'on rencontre ordinairement chez les Mollusques à longue trompe. Le coude est remplacé ici par les 20 millimètres en zigzag que l'on rencontre en arrière du bulbe. Il n'y a pas trace de pharynx de Leiblein ; les ganglions pédieux sont situés sous la gaine rétractée, mais les ganglions cérébroïdes et pleuraux sont situés en arrière, de sorte que les connectifs cérébro-pédieux et pleuro-pédieux sont très longs. La forme extérieure du jabot rappelle celle des *Cassis*, *Cassidaire*, et n'est pas dégagée de l'œsophage pour former la glande impaire comme chez *Murex*, *Pourpre*, *Buccin*.

Conidés. — J'ai étudié un certain nombre d'espèces du genre *Conus*. Chez toutes on trouve à droite du siphon, au-dessus du pied, un trocart en forme de tronc de cône, à petite base dirigée en avant. Sa longueur est variable d'après les espèces, la taille des individus et l'état de rétraction de l'animal ; en moyenne elle atteint 15 millimètres (*C. quercinus*). A sa surface on observe les deux tentacules placés à des niveaux différents : au milieu (*C. quercinus*), au tiers antérieur (*C. vicarius* et *arenatus*). La position des tentacules sert de limite à deux régions distinctes : en arrière des tentacules la couleur est grisâtre avec stries transversales, en avant la couleur est jaunâtre et l'aspect glandulaire. Des coupes transversales passant en avant des tentacules nous indiquent que la paroi est double, entre la couche externe et la couche interne existent des fibres unissantes transversales, et la couche interne est pourvue de nombreuses glandes en tubes simples ou plus ou moins ramifiés. La couche interne se continue en arrière, et tout en restant fixée à la couche externe, elle s'engage dans la cavité antérieure, pour former la partie fixée de la gaine. Après un faible parcours elle devient libre, mais sur une trompe rétractée elle ne se continue pas directement avec celle-ci ; elle forme d'abord un repli (*pl*, fig. 18, Pl. III) dirigé en avant et qui constitue la partie libre de la gaine. Grâce à ce repli

la trompe peut rentrer complètement dans le trocart, sans exécuter de grands déplacements en arrière, ce qui est en parfaite harmonie avec le raccourcissement spécial de l'œsophage et l'énorme développement de la glande à venin, qui remplit presque à elle seule toute la partie antérieure du corps.

Chez les Cônes comme chez les Pyrules, le trocart étant encore trop court pour protéger la trompe qui est très longue, celle-ci supplée à cette insuffisance en se raccourcissant : la seule différence qui existe, c'est que chez les Pyrules, le raccourcissement se fait par une invagination du sommet, tandis que chez les Cônes il est dû à un plissement de la base. Dans tous les cas, le sommet de la trompe se trouve protégé.

La partie libre de la gaine, c'est-à-dire cette partie plissée (*pl*) qui peut devenir trompe pendant la protraction et gaine pendant la rétraction, présente des parois très minces qui ne doivent opposer qu'une résistance passive très faible à la poussée du sang, de telle sorte que cette poussée est utilisée tout entière pour la projection de la trompe.

La trompe proprement dite (*T*), c'est-à-dire la portion repliée en avant qui n'abandonne jamais l'œsophage, a une forme conique et porte ordinairement une dent acérée à son extrémité, ses parois sont beaucoup plus épaisses que celles de la gaine, et la différence d'épaisseur est due au déplacement de l'insertion antérieure des fibres longitudinales de la gaine, pour former les gros faisceaux rétracteurs de la trompe (*mr*). Ici, contrairement à ce que l'on observe en général, la limite entre la gaine et la trompe est assez bien définie par la différence d'épaisseur.

Le trocart et son contenu : la trompe conique armée d'un dard acéré à son extrémité, constituent un appareil bien conformé pour piquer et sucer. En cela, il présente de grandes analogies avec l'armature buccale des Hémiptères : c'est pour rappeler cette disposition que j'ai désigné le tube

dans lequel se meut la trompe sous le nom de trocart (1).

Les ganglions cérébroïdes et les glandes salivaires sont situés à la base de la trompe rétractée, à la même place que chez *Cassix*, *Cassidaria*, *Dolium*. L'œsophage également très-court ne forme pas de coude sous la gaine.

Térébridés. — Je n'ai eu à ma disposition que deux échantillons de *Terebra*, qui m'ont été déterminés comme appartenant à l'espèce *Muscaria*, mais les différences que j'ai trouvées dans la partie antérieure du tube digestif de ces deux animaux ne permettent pas de les ranger dans une même espèce. Je les désignerai donc par les lettres A et B.

Dans les deux espèces toutefois, les caractères extérieurs sont les mêmes. Au-dessus du pied (fig. 16, 17, 19 et 20), existe à droite du siphon, une sorte de mufle arrondi à son extrémité, portant latéralement les deux tentacules et présentant un orifice à son extrémité antérieure. Si on ouvre l'animal, selon une section longitudinale passant entre les deux tentacules, on met à découvert une cavité assez spacieuse dans laquelle se trouve un tube T, fig. 19, Pl. III., considéré par Bouvier (2) comme étant la « gaine de la trompe et s'ouvrant librement dans la cavité du corps ». Ce tube est formé par une invagination du mufle et est susceptible de se dévaginer. Si nous le supposons dévaginé (fig. 20, Pl. III), nous avons exactement l'état qu'il présente chez les Cônes, avec cette différence que la partie du tube située en avant des tentacules a pris chez les *Terebra* un développement énorme par rapport à la partie du tube située en arrière, ce qui est l'inverse chez les Cônes.

Je n'ai pas trouvé ce tube dévaginé dans les deux espèces de *Terebra* que j'ai étudiées; mais Bouvier l'a rencontré à cet état de dévagination dans *T. cœrulescens*. Par contre, il m'est arrivé souvent de trouver le trocart des Cônes en

(1) A. Amaudrut, *Contribution à l'étude de la région antérieure de l'appareil digestif chez les Sténoglosses supérieurs* (Comptes rendus, 15 juin 1896).

(2) Bouvier, p. 317.

partie invaginé : ces formations sont donc bien indentiques.

Le trocart ne s'ouvre pas dans la cavité antérieure du corps, mais dans une cavité indépendante de celle qui contient les colliers nerveux, les glandes salivaires, etc., et dont les parois sont formées par les gaines fixée et libre de la trompe (*gal*, *gal*, fig. 19 et 20). La gaine libre se réfléchit en avant, comme d'ordinaire, pour former la trompe.

Ici s'arrêtent les ressemblances que présentent les deux espèces que j'ai étudiées.

Dans l'espèce A (fig. 20), la partie fixée de la gaine s'étend fort loin en arrière, ce qui reporte également très loin la partie libre de la gaine. La situation de cette dernière et la délicatesse de ses tissus expliquent pourquoi elle est restée longtemps inaperçue, et en même temps l'erreur des auteurs qui ont pris le trocart pour la gaine. Ses parois sont formées de fibres circulaires, les fibres longitudinales s'étant déplacées pour s'insérer sur la face interne de la trompe et constituer le principal muscle rétracteur *mr*. Comme dans les Cônes, la partie libre de la gaine est plissée et son passage sur l'œsophage pour former les parois de la trompe est très net. Celle-ci, par sa forme conique, par le dard qui termine son extrémité, par ses parois épaisses, rappelle également la trompe des Cônes.

Dans l'espèce B (fig. 17, Pl. II), l'animal étant ouvert comme il a été dit plus haut, on trouve un trocart puissant (T), également invaginé et dont l'orifice, au lieu d'être circulaire et situé à son extrémité, est représenté par une fente (/) qui, partie de cette extrémité, s'étend assez loin en avant, sur la face supérieure.

De la cavité dans laquelle se trouve rétracté le trocart se détache, selon une ligne annulaire, une membrane très mince (T), qui se poursuit en arrière, en se rétrécissant de manière à former un tronc de cône. De la petite base fait saillie un disque (*s*) de 2 millimètres d'épaisseur, percé à son centre d'un orifice circulaire à bords frangés. Ce disque se continue dans l'intérieur du tronc de cône, par un

tube d'un blanc jaunâtre (*t. bu*), que l'on aperçoit nettement par transparence.

On peut sans rien déchirer relever d'arrière en avant : le tronc de cône et son contenu et obtenir la figure 24, Pl. III, qui nous indique que le tronc de cône n'est autre chose que la trompe. Quant au tube (*t. bu*), je le désigne ici sous le nom de *tube buccal*, cette dénomination devant trouver sa justification plus loin. La trompe n'est pas différenciée de la gaine comme dans l'autre espèce : gaine et trompe forment une seule membrane d'égale épaisseur qui vient s'insérer sur le tube buccal en arrière du disque privé de dard.

Dans nos deux espèces de *Terebra* les relations de la trompe avec les ganglions cérébroïdes et les glandes salivaires sont les mêmes que chez les Cônes et en général que chez les Mollusques pourvus d'un trocart. L'œsophage s'étend également en ligne droite en arrière de la trompe.

III. — MÉCANISME DE L'ÉVAGINATION ET DE L'INVAGINATION DE LA TROMPE.

a. *Évagination*. — Cuvier (1), le premier, a étudié la trompe des Prosobranches, et a cherché à expliquer son mécanisme chez le *Buccinum undatum*. Elle se compose, dit-il, de deux cylindres s'entourant, dont les bords postérieurs sont réunis : l'allongement du cylindre interne se fait par le déroulement du cylindre externe sous l'effort des muscles circulaires de ce dernier. Ces muscles circulaires en se contractant successivement d'arrière en avant poussent la trompe à l'extérieur.

Pour Brown (2), la trompe est poussée dehors par l'afflux du sang dans la cavité du corps, comme cela se fait généralement chez tous les animaux inférieurs.

1) Cuvier, *Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques*. Paris, 1817.

(2) H. G. Brown, *Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Bd. III : *Malacozoa*, II, *Malacozoa Cephalophora*, von W. Keferstein, 1862-1866.

Oswald (1) accepte ces deux manières de voir ; pour lui l'évagination se fait aussi bien par l'afflux du sang que par la contraction des fibres circulaires qui agiraient ici comme dans les mouvements péristaltiques des intestins des Vertébrés.

Si on remarque que le trocart des Cônes et des *Terebra* est susceptible de mouvements d'invagination et d'évagination, que sa musculature est la même que celle de la trompe, c'est-à-dire est formée de fibres musculaires circulaires et longitudinales, on ne saurait nier que ses muscles intrinsèques jouent un rôle dans l'évagination. Il est incontestable qu'ici les mouvements du trocart ne sauraient être expliqués par un afflux du sang, puisque cet organe est complètement séparé de la cavité générale.

D'autre part, chez les Cônes et les *Terebra* on ne saurait attribuer un bien grand rôle aux muscles de la gaine, qui, chez ces animaux, sont excessivement réduits ; la poussée du sang seule doit agir dans la protraction.

Chez les Mollusques à trompe normale bien développée comme chez le Buccin, il est bien probable que ces deux facteurs interviennent simultanément. Cette influence du sang a été mise en évidence par Boutan (2) et mieux encore par Oswald.

b. *Invagination*. — Oswald (3) explique l'invagination par le relâchement des muscles de l'évagination et la contraction des muscles longitudinaux dans toute l'étendue de la trompe et surtout de ceux qui sont préposés à la rétraction. Toutefois ces muscles longitudinaux seraient insuffisants pour assurer le retrait complet de l'appareil. Ayant remarqué que la trompe invaginée s'étend plus loin en arrière que les rétracteurs, il fait intervenir un autre facteur. Dès que la

(1) Oswald, *Der Russelapparat der Prosobranchier* (Jenaisch. Zeits. für Natur., 28^e vol., 1894).

(2) Boutan, *Rech. sur l'anatomie et le développ. de la Fissurelle* (Arch. de zool. expér., 2^e série, t. III bis, 1886).

(3) Oswald, *ibid.*, p. 156.

partie antérieure de la trompe a passé le Rhynchostom (1), celui-ci se ferme par la contraction des muscles du cou, et la contraction s'étendant d'avant en arrière, pousse la trompe en arrière.

Je pense qu'il n'est nullement nécessaire de faire intervenir le Rhynchostom dans la rétraction de la trompe. D'abord le point d'insertion des rétracteurs sur la gaine invaginée n'est qu'apparent.

Par exemple, chez les *Murex* (fig. 8, Pl. I) ces gros muscles [*mur*, *m'r'*] paraissent s'insérer et se terminer au point où la gaine invaginée se continue avec les téguments voisins des tentacules, mais en réalité leurs fibres se continuent fort loin en arrière. Dans aucun cas, peut-être, il n'existe une différence de niveau aussi grande entre le point d'insertion apparent du muscle et la face postérieure de la gaine. Ce serait alors le cas de voir fonctionner le Rhynchostom; or l'extrémité de la trompe est encore à son niveau, ce qui exclut complètement son intervention. La rétraction doit donc se faire sous l'influence seule des rétracteurs; voyons si cette influence est suffisante.

Remarquons que les fibres internes sont les plus longues et s'insèrent le plus loin en avant sur la trompe (fig. 7, *t*), que pendant l'invagination le point *a* vient en *a'* (fig. 8, *t*), c'est-à-dire qu'il exécute un grand déplacement, tandis que le point *b* est à peu près immobile, que la contraction des fibres doit être successive de l'intérieur à l'extérieur et non simultanée, car si les fibres internes se contractaient en même temps que les fibres externes, il arriverait un moment où le point *a'* serait tiré en haut, c'est-à-dire en sens inverse du déplacement qu'il doit exécuter.

Prenons trois de ces fibres par exemple, supposons-les se contractant successivement de l'intérieur à l'extérieur et observons les positions successives qu'elles font prendre à la

(1) Oswald désigne ainsi l'orifice antérieur, fixe, qui correspond au point où les téguments de la surface se replient d'avant en arrière pour former la gaine.

trompe et les positions respectives qu'elles prennent elles-mêmes.

Les trois fibres se touchent dans le corps du muscle, réunies sans doute par une substance interstitielle, mais l'insertion se produisant sur une grande longueur, les insertions respectives *a*, *b*, *c* sont assez éloignées les unes des autres (fig. 12, *t*).

Lorsque la fibre 1 se contracte, une invagination se produit dans le sens de la flèche *f* (fig. 13, *t*) et le point *a*

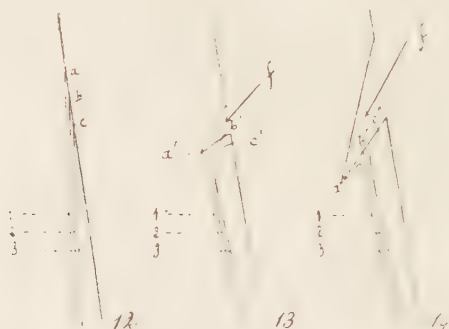


Fig. 12, 13, 14. — Schéma montrant le mécanisme de l'invagination. — 1, 2, 3, trois fibres du muscle rétracteur.

prend la position *a'*. La distance *ab* n'ayant pas changé, le point *b* vient en *b'* dans le plan d'invagination; la fibre 2, qui était rectiligne, se coude dans le voisinage du point *a'*. Supposons qu'à ce moment la fibre 1 cesse sa contraction et que la fibre 2 commence la sienne, le point *b'*, tiré dans le sens de la flèche *f*, se déplace et vient occuper la position *b''* (fig. 14, *t*), le coude de la fibre 2 disparaît, le point *c'* est amené à son tour dans le plan d'invagination en *c''*, mais la fibre 1, étant à l'état de relâchement, dessinera un coude en avant de son insertion en *a''*. Dès lors cette fibre paraîtra s'insérer au-dessous du point *a''* et, si nous l'observons seulement à ce moment, nous sommes portés à lui refuser un rôle dans la rétraction.

Les fibres se contractant ainsi successivement de l'intérieur

à l'extérieur, on arrivera à la position indiquée par la figure 8, *t*.

c. Quelques particularités dans le mécanisme de la trompe chez Pyrrule, Cône, Terebra. — En décrivant l'appareil proboscidien j'ai déjà fait quelques remarques sur ses rapports avec les organes de la cavité générale. Je les rappelle ici. Dans le Buccin et dans la plupart des cas, lorsque la trompe est rétractée, elle s'étend fort loin en arrière, occupant une grande partie de la cavité antérieure, recouvrant les colliers nerveux, les glandes salivaires et plus ou moins la glande impaire de Leiblein. L'œsophage, à sa sortie postérieure de l'appareil, décrit en avant un coude très long pour venir traverser les colliers nerveux situés sous la partie antérieure de la gaine. L'explication qui se présente naturellement, c'est que la trompe et la gaine s'étendent d'autant plus loin en arrière que l'appareil proboscidien est plus développé : à un certain moment, lorsque la trompe a atteint une certaine dimension, elle doit, à l'état de rétraction, passer par-dessus les organes précités. Ces relations entre les dimensions de l'appareil et son extension en arrière s'observent fort bien, dans la série des trompes voisines de celles du Buccin, formées par allongement terminal seul : mais elles ne se rencontrent plus dans les Mollusques pourvus d'un trocart. Chez les Cônes et les *Terebra*, l'appareil proboscidien a atteint des dimensions aussi considérables que chez les autres Mollusques, et cependant l'œsophage, en arrière de la trompe rétractée, est sensiblement rectiligne, les ganglions cérébroïdes, les glandes salivaires, la glande à venin (homologue de la glande de Leiblein) ne sont jamais recouverts par la gaine. Que l'appareil soit à l'état de protraction ou de rétraction, son niveau postérieur est sensiblement toujours le même ; mais comme le sommet de la trompe exécute de grands déplacements, il est évident que, pendant la rétraction, il doit se produire quelque part, dans l'appareil et son contenu, entre le sommet et la base, des plissements ou des évaginations secondaires, en rapport avec les distances relatives des extrémités de l'ap-

pareil, et capables de se déplier ou de se dévager lorsque la protraction se produit.

Ainsi, chez les *Pyrules*, la trompe ne pouvant pas suffisamment se dévager en arrière, pour former la gaine, et par suite se raccourcir en doublant ses parois, c'est la partie antérieure qui s'invagine, reportant ainsi le bulbe à 4 centimètres en arrière du sommet apparent, qui, à son tour, est ramené en arrière par un plissement de la partie invaginée (fig. 11, Pl. I).

A l'état de rétraction, la gaine restant en avant des colliers nerveux, l'anse œsophagienne, qui chez les animaux du premier groupe s'étend au-dessous de la gaine, fait complètement défaut chez *Pyrule*. On pourrait croire alors que l'œsophage exécute des mouvements de piston dans les colliers nerveux pour suivre les mouvements de la trompe ; mais il n'en est rien, l'œsophage reste immobile à ce niveau, grâce aux zigzags qu'il forme immédiatement en arrière du bulbe, et qui, au moment de la protraction, prennent une direction rectiligne pour permettre au bulbe d'effectuer son mouvement en avant. Au point de vue mécanique, les zigzags correspondent à l'anse du *Buccin*.

Chez les *Cônes* et les *Terebra* de l'espèce A, l'immobilité de l'œsophage, en arrière de la trompe rétractée, est assurée par un dispositif un peu différent.

Nous savons déjà qu'entre la trompe rétractée et la partie fixe de la gaine, existe un repli annulaire à convexité antérieure (*pl*, fig. 18, Pl. III), formé par la partie libre de la gaine. Celle-ci, dont les parois sont très minces, se continue postérieurement avec la trompe dont les parois sont très épaisses. La trompe, de forme conique, contient, dans son intérieur, un tube buccal également conique, d'un blanc brillant, marqué d'une infinité de plis transversaux très accentués qui lui donnent l'aspect d'un ver annelé contracté.

Chez *C. vicarius* (fig. 18, Pl. III), ce tube est rectiligne, mais chez *C. arenatus* (fig. 22, Pl. III), ses régions moyenne et postérieure sont encore repliées en zigzags. En arrière,

il se continue dans une dilatation que l'on considère comme étant le bulbe et sur laquelle je reviendrai plus loin. De sa surface, et sur toute sa longueur, se détachent de nombreux petits faisceaux musculaires qui se rattachent aux parois de la trompe à différents niveaux. Ses parois sont très résistantes et formées de fibres circulaires; si on essaye de les fendre en long avec une aiguille, on ne réussit qu'à détacher des lambeaux annulaires. L'œsophage étant formé de fibres circulaires internes et de fibres longitudinales externes, on peut considérer le tube buccal comme formé par les fibres circulaires, et les tractus qui le rattachent à la trompe, comme représentant les fibres longitudinales.

Si on exerce une traction en avant sur le sommet de la trompe, de manière à amener celui-ci au niveau de l'extrémité antérieure du trocart, on remarque que le repli annulaire (*pl*) de la gaine s'étale sur le tube buccal, pour prolonger la trompe postérieurement; mais dans ce mouvement le bulbe est resté immobile et occupe toujours la même position à la base de la trompe.

Le tube buccal étant détaché de la trompe, on peut, en exerçant une légère traction sur ses deux extrémités, lui faire prendre une longueur double de sa longueur primitive. On remarque alors que les plis transversaux ont disparu.

Les muscles rétracteurs s'insèrent sur la gaine et sur la trompe. Ils comprennent plusieurs faisceaux, dont les plus externes et les plus grêles sont en rapport avec la gaine, tandis que les plus gros et les plus internes se fixent sur la face interne de la trompe. Il est à remarquer que le repli annulaire est dépourvu d'insertions musculaires.

Quelques mots suffiront maintenant pour faire comprendre le mécanisme de l'appareil. Prenons la trompe à l'état de rétraction: sous l'influence de la poussée sanguine elle est chassée en avant, le repli annulaire de la gaine s'étale sur le tube buccal, celui-ci, tiré en avant par les tractus musculaires qui le rattachent à la trompe, prend une direction rectiligne. Pendant la rétraction, les muscles rétracteurs

ramènent la trompe en arrière, la gaine forme le repli annulaire et le tube buccal se plisse transversalement sous l'influence des tractus précités qui agissent comme fibres directrices du tube buccal, dans les différents mouvements que celui-ci doit exécuter.

IV. — INFLUENCE DE L'ALLONGEMENT TERMINAL SUR LA POSITION, LA FORME ET LA STRUCTURE DES ORGANES DE LA CAVITÉ ANTÉRIEURE.

L'allongement terminal a eu pour conséquence de modifier la position et la forme relatives de certains organes de la cavité antérieure.

Chez les Diotocardes, le bulbe situé dans l'intérieur du muflle, immédiatement en arrière de l'orifice terminal, est entouré, dans sa partie antérieure, par les colliers nerveux cérébro-pédiéux et cérébro-palléaux ; les connectifs cérébro-buccaux sont récurrents, les glandes salivaires sont tout entières placées en arrière des ganglions cérébroïdes.

Chez les Mollusques à trompe, le bulbe a franchi les colliers nerveux et se rencontre d'ordinaire au sommet de l'appareil proboscidien. Dans ce mouvement il a entraîné avec lui les organes qui s'y rattachent immédiatement ; les ganglions buccaux sont placés en avant des cérébroïdes, les glandes salivaires se présentent tantôt avec leur masse principale située en arrière des colliers nerveux et leurs canaux excréteurs traversant ces colliers, tantôt tout entières en avant de ces colliers, ce dernier cas étant toujours en rapport avec un développement excessif de la trompe, ou une réduction de la partie fondamentale de la glande, qui a permis à celle-ci de franchir plus librement les colliers.

Ce mouvement en avant n'a pas intéressé les colliers cérébro-pédiéux et cérébro-palléaux, et les organes situés en arrière de ceux-ci ont conservé leur position relative. L'œsophage seul s'est allongé pour suivre le déplacement du bulbe.

Si nous remarquons que l'allongement s'est produit en général en avant des tentacules, c'est-à-dire sur une région de diamètre plus faible que le diamètre du bulbe, pour donner, dans tous les cas, une trompe à lumière plus étroite que la cavité céphalique primitive, nous concevons que dès le début de la formation de la trompe, le bulbe a été soumis à une compression latérale dans tous les sens, et comme, d'autre part, il était tiré en avant par l'allongement progressif de la trompe, nous pouvons ajouter que le bulbe a été soumis à un véritable passage à la filière. Sous la double influence de la pression latérale et de la traction en avant, il a dû gagner en longueur ce qu'il perdait en largeur. Il est incontestable aussi que la portion œsophagienne que nous rencontrons dans la trompe a dû subir les mêmes influences.

Avant d'étudier les modifications éprouvées par le bulbe, chez les animaux à trompe, je pense qu'il est utile de donner un aperçu de sa structure chez les formes dépourvues de trompe.

Chez les Diolocardes, les Monolocardes primitifs, les Opistobranches et les Pulmonés, le bulbe est globuleux et se rencontre immédiatement en arrière de l'orifice buccal.

On peut le considérer comme formé par une invagination de la partie antérieure de la tête. Sur la face supérieure de la partie invaginée et non dans le prolongement de l'invagination se rattache l'œsophage (*Oe*, fig. 15, *t*), formant ainsi avec la région postérieure du bulbe, un angle dièdre aigu dont l'arête correspond à la ligne selon laquelle la face inférieure de l'œsophage se raccorde au bulbe. Une invagination secondaire, produite dans le voisinage du sommet du dièdre, et dans le plan inférieur, a donné la papille ou gaine radulaire (*Gr*), séparée de l'œsophage en arrière par les ganglions buccaux (*Gb*), mais unie à l'œsophage en avant, de telle sorte que la partie antérieure (*a*) du plancher de ce dernier, se confonde avec le plafond de la région antérieure de la gaine.

Je désignerai sous le nom de *cavité buccale*, l'espace

compris entre le point *o* et le bord antérieur des mâchoires (*m*), et sous le nom de *vestibule buccal* (*v*), l'espace qui s'étend en avant des mâchoires.

Une évagination produite en arrière du bulbe, au-dessous de la gaine, a donné la langue (*l*), qui fait plus ou moins saillie dans la cavité buccale.

La nomenclature que je viens d'indiquer n'est pas conforme à celle qui a été employée par la plupart des auteurs qui se sont occupés du bulbe. Il faut dire aussi que ces der-

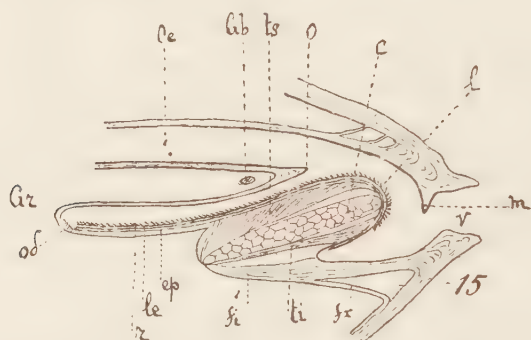


Fig. 15. — Figure schématique de la structure du bulbe. — *l*, langue; *r*, radule; *le*, membrane élastique; *ep*, épithélium subradulaire; *od*, odontoblastes; *c*, cartilages; *ts*, muscles tenseurs supérieurs; *ti*, tenseurs inférieurs; *m*, mâchoire; *v*, vestibule; *Oe*, œsophage; *o*, point commun au plancher de l'œsophage et au plafond de la gaine radulaire; *Gr*, gaine radulaire; *fi* et *fx*, fibres intrinsèques et fibres extrinsèques du bulbe; *Gb*, ganglion buccal.

niers ne sont guère d'accord sur les termes employés, que non seulement on rencontre, dans leurs écrits, les mêmes parties désignées par des noms différents, mais encore le même terme employé pour nommer des organes très distincts. Je crois donc utile de prévenir le lecteur en mettant sous ses yeux cette nomenclature un peu confuse des auteurs.

Wegmann (1) désigne l'appareil lingual sous le nom de bulbe buccal. « Dans la partie antérieure de la cavité buc-

(1) Wegmann, *Contribution à l'histoire naturelle des Haliotiles* (Arch. de zool. expér., t. II, 1884).

cale se trouve l'appareil lingual que j'appellerai bulbe buccal, entendant par ces termes : muscles, cartilages, radula. »

C. Vogt et Yung (1), en parlant du bulbe, l'appellent le pharynx. « La bouche conduit dans une cavité pharyngienne creusée dans une masse musculaire ovoïde. »

Plate (2) désigne également le bulbe sous le nom de pharynx.

Oswald (3) parle aussi de cavité pharyngienne, mais elle ne comprend qu'une partie de la cavité buccale. « La cavité buccale se divise en deux parties : l'une inférieure, l'autre supérieure, l'inférieure est la cavité pharyngienne, la supérieure conduit dans l'œsophage. »

Pour Semper (4) le pharynx est la partie antérieure de l'œsophage. « La langue sert à conduire l'aliment dans le pharynx, qui se continue dans l'estomac. »

Cuvier (5) désigne également sous le nom de pharynx la partie antérieure de l'œsophage.

Ainsi le terme de pharynx a été usité pour désigner trois régions bien distinctes. Je pense qu'il n'y a pas lieu de l'employer chez les Mollusques, car il n'existe nulle part une région rappelant le pharynx des Vertébrés.

Je reviens à la structure du bulbe. Dans l'intérieur de la cavité buccale fait saillie la langue, dont l'extrémité antérieure libre se trouve à l'état de repos, en arrière de la mâchoire (*m*) (fig. 15, *l*). Dans la règle, elle se compose de deux pièces dures, symétriques : les cartilages (*c*), réunis en dessous par des fibres musculaires transverses. De la partie postérieure de chaque cartilage se détachent des muscles qui passent, les uns au-dessus (*ts*), les autres au-dessous (*ti*)

(1) C. Vogt et Yung, *Traité d'anatomie comparée*.

(2) Plate, *Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken (Die Oncidien. Zool. Jahrb., 7 Band, 1898)*.

(3) Oswald, *loc. cit.*, p. 135.

(4) Semper, *Beiträge für Anatomie und Physiol. der Pulmonaten (Inaugural Dissertation, 1856, p. 47)*.

(5) Cuvier, *Mémoire pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques, 1817*.

des cartilages et qui s'insèrent d'autre part sur un épithélium cylindrique (*ep*) qui se continue, en se modifiant plus ou moins, dans la cavité buccale, dans la papille et dans l'œsophage. Dans la gaine radulaire, cet épithélium est replié en gouttière à concavité supérieure, et celles de ses cellules qui occupent la partie postérieure de la papille constituent la couche des odontoblastes (*od*). Celles-ci sont disposées en séries longitudinales, dont le nombre est en rapport avec les séries longitudinales des dents de la radule. Dans chaque série on compte en moyenne 4-5 cellules de taille inégale ; les plus petites, placées en avant, donnent par cloisonnement l'épithélium cylindrique, dont la hauteur est en rapport avec celle des cellules odontoblastes ; celles qui viennent ensuite sécrètent une substance amorphe qui passe sur l'épithélium cylindrique pour former la lame élastique (*le*) ; enfin les dernières sécrètent les dents, qui, à leur tour, passent sur la membrane élastique et dont l'ensemble forme la radule [*r*] (1). A la partie antérieure de la gaine, les trois couches superposées et de même forme s'étalent inégalement sur la plaque musculo-cartilagineuse de la langue. L'épithélium en recouvre toute la surface et se continue, comme il a été dit plus haut, avec l'épithélium de la cavité buccale, la lame élastique ne recouvre que la langue, et la radule recouvre seulement la partie médiane de celle-ci.

Les parois du bulbe sont formées, comme le reste du tube digestif, par des fibres musculaires internes et des fibres longitudinales externes. Çà et là, des parois de la couche externe se détachent des faisceaux musculaires qui vont se fixer à différents niveaux, sur la face interne de la cavité antérieure, mais particulièrement dans le voisinage des tentacules.

Comme conséquences des considérations générales que nous avons indiquées au début de ce chapitre, la forme du bulbe doit être en rapport avec la forme de la trompe, et

(1) R. Rösseler, *Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken* (Zeitschr. f. Wiss. Zool., Bd 44).

comme celle-ci dépend de la région de croissance, il en résulte une certaine relation entre la forme du bulbe et la position de la région de croissance.

Si la région de croissance débute en avant des tentacules, et si elle se déplace en avant, au fur et à mesure que la trompe s'allonge tout en conservant son diamètre constant, elle donnera une trompe sensiblement cylindrique et un bulbe de même forme, dont la longueur est en rapport avec celle de la trompe. C'est ce que l'on observe en général dans les trompes dépourvues de trocart (Pourpre, Murex, Buccin, etc.).

Si la croissance se fait pendant un certain temps, comme dans le cas précédent, et qu'à un certain moment, l'anneau de croissance diminue de plus en plus de diamètre, on obtiendra des trompes cylindro-coniques comme celles de Vélutine (fig. 23, Pl. III) et de Cancellaire (fig. 24, Pl. III), avec les différences suivantes :

Chez Vélutine, la réduction du diamètre de croissance s'est produite brusquement et le bulbe s'est trouvé arrêté en arrière de la région nouvellement formée. Les mâchoires (*m*) occupent leur position normale, et par conséquent le tube (*v*), long de 3-4 millimètres, qui prolonge le bulbe en avant, et qui s'étend des mâchoires au sommet de la trompe, n'appartient pas au bulbe proprement dit, mais au vestibule buccal, et le bulbe a conservé encore la forme cylindrique que lui a communiquée le premier allongement.

Mais il n'en est plus de même chez les Cancellaires ; la réduction du diamètre de croissance s'est faite graduellement et la partie antérieure du bulbe a pu suivre le sommet de la trompe et s'effiler de plus en plus pour prendre dans son ensemble la forme d'un cône (fig. 25, Pl. IV). La partie antérieure du cône n'est plus l'homologue du vestibule, car nous trouvons en avant les deux mâchoires (*m*) (1). La dis-

(1) Les mâchoires des Cancellaires n'ont jamais été signalées. Elles se composent de deux lames allongées, symétriques, terminées en pointe à leurs extrémités antérieures, qui font saillie dans une petite invagination

tance qui sépare les mâchoires du sommet de la langue (*l*) que l'on aperçoit par transparence appartient donc à la cavité buccale. Pour cette raison je désignerai cette région qui s'étend du sommet de la langue aux mâchoires, sous le nom de *tube buccal* (*tb*). Ce dernier présente en longueur à peu près les mêmes dimensions que le reste du bulbe.

Dans les *Cônes* l'allongement terminal a donné une trompe tout entière conique, dans l'intérieur de laquelle la partie fondamentale du bulbe n'a jamais pénétré, ce qui explique l'extrême réduction de l'œsophage chez ces animaux (*Oe*, fig. 18, Pl. III). Par contre, il s'est développé un tube buccal (*tb*) d'une grande longueur, qui, comme on l'a vu, joue un grand rôle dans le mécanisme de la trompe. Au sommet de ce tube on trouve fréquemment un dard effilé, qu'on ne saurait prendre pour une mâchoire, car la forme est la même que celle des dents. En soumettant au microscope cette partie antérieure du tube, on observe un épaississement annulaire de ses parois, duquel se détachent de nombreux tractus musculaires qui viennent se fixer en arrière aux parois de la trompe et qui rappellent exactement ce que l'on observe dans la partie antérieure du tube buccal des Ancillaires (fig. 25), ce qui fait supposer que, si chez les *Cônes* les mâchoires ont disparu, il reste quelque chose de la masse musculaire qui les faisait mouvoir.

La partie inférieure dilatée du tube buccal mérite autrement d'attirer notre attention. Dans un travail récent, R. Bergh (1) dit en parlant de cette dilatation : « Le bulbe est petit, arrondi, sans trace de langue ; dans son intérieur

du sommet de la trompe (fig. 25, pl. IV). Leurs bords supérieurs sont réunis sur la ligne médiane, et leurs faces externes convexes sont marquées de fines stries transversales. Les ganglions buccaux n'ont pas davantage été signalés. Ils sont placés sur la face supéro-postérieure du bulbe. La présence des mâchoires et la position des ganglions buccaux rapprochent les Cancellaires des Téniglosses et les éloignent des Sténoglosses où on les range actuellement.

(1) Bergh, *Beiträge zur Kenntniss der Coniden* (Deutschen Akademie der Naturforscher, Bd LXV, n° 2, 1895, p. 82).

s'ouvre, à droite vers le bas, le sac radulaire et la glande à venin. »

Je ferai remarquer d'abord que cette dilatation n'est pas simple. A son tiers antérieur, elle présente un étranglement qui la divise en deux parties inégales. Cette division est très nette dans *C. vicarius* et *C. quercinus* (fig. 16 et 17, *t*); chez *C. arenatus*, *eburneus* et *miliaris* (fig. 18, *t*), la dualité est masquée par des fibres musculaires longitudinales qui, parties de la dilatation postérieure, se dirigent en avant,

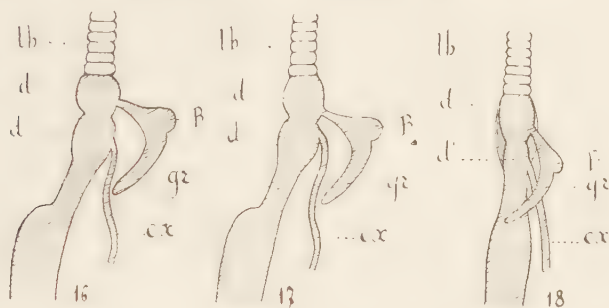


Fig. 16, 17, 18. — Parties antérieures du tube digestif de *Conus vicarius* (16), *C. quercinus* (17) et *C. miliaris* (18). — *dd'*, les deux parties du renflement bulbo-œsophagien; *d*, appartenant au bulbe; *d'*, à l'œsophage; *tb*, tube buccal; *gr*, gaine radulaire; *cx*, canal excréteur de la glande à venin.

pour se fixer à différents niveaux sur la trompe et sur la dilatation antérieure. La structure des deux parties est également différente. La dilatation antérieure est formée, à l'extérieur, d'une mince couche de fibres longitudinales, et à l'intérieur, d'une couche d'une épaisseur double de fibres circulaires, se colorant en rose pâle par le picro-carmin. La dilatation postérieure diffère de la précédente par la présence d'une couche très épaisse de fibres circulaires, intercalée entre les deux autres et se colorant en rouge intense par le picro-carmin. De plus la couche interne, formée de fibres colorées en rose pâle, présente de nombreux replis, tapissés d'un épithélium cylindrique moyennement haut et probablement glandulaire.

Les portions suivantes du tube digestif présentent la même structure, avec réduction toutefois des couches annulaires, surtout de la couche moyenne.

Je considère la dilatation postérieure comme faisant partie de l'œsophage, comme marquant son début, et la dilatation antérieure comme faisant partie du tube buccal, ou encore du bulbe.

Dans la dilatation antérieure vient toujours s'ouvrir le sac des dards. Chez *C. vicarius*, une simple dissection suffit pour établir cette relation, mais chez les autres il est nécessaire d'avoir recours aux coupes. Dans la dilatation postérieure s'ouvre toujours le canal excréteur de la glande à venin.

Le sac des dards ou « Raspelscheide » de Bergh (1), est-il un organe simple, correspondant à la gaine radulaire des autres Mollusques, comme le laisse supposer la description de l'auteur danois, ou bien représente-t-il les parties fondamentales du bulbe ?

D'abord, comme le fait remarquer Bergh et avant lui Bouvier (2), le sac des dards présente extérieurement un certain nombre de parties. « La forme est celle d'un Y irrégulier : la branche la plus courte s'ouvre dans l'œsophage ; l'autre branche, beaucoup plus longue, se termine en cul-de-sac, en arrière et à gauche ; le pied de l'Y est très court et se trouve à droite et en bas, il se termine aussi en cul-de-sac. Les dards sont contenus dans les deux branches de l'Y, disposés régulièrement sur deux rangées. Ils sont rattachés au pied de l'Y par un petit cordon. Dans la grande branche de l'Y, toutes les pointes regardent l'extrémité aveugle du cul-de-sac ; dans la petite, ils regardent l'orifice de la branche dans l'œsophage. »

Cette description, par son exactitude même, fait naître tout de suite cette double objection : Nulle part chez les Mollusques on ne rencontre une gaine aussi compliquée,

(1) Bergh, *loc. cit.*, p. 83.

(2) Bouvier, *loc. cit.*, p. 329.

partout au contraire la forme régulière, sensiblement cylindrique, est la règle. De plus, dans son intérieur, les dents sont toujours orientées dans le même sens.

Je considère la grande branche de l'Y (*gr*, fig. 16, 17, 18, *t*) comme représentant seule la gaine radulaire, le pied comme représentant la partie fondamentale du bulbe (B) et la petite branche comme faisant partie du tube buccal (*tb*).

En effet, dans un bulbe normal, les dents de la gaine ont toujours leur pointe dirigée en arrière, et à mesure qu'elles se rapprochent du sommet de la langue, elles changent de direction; au sommet même elles ont leur pointe dirigée en avant.

Mais cette langue, ou partie fondamentale du bulbe, existe bien réellement et avec toutes ses parties. La figure 19, *t*, représente une coupe transversale passant par la partie postérieure du pied de l'Y de *C. vicarius* (1). Elle montre les deux cartilages séparés (*cc'*) et les muscles qui s'en dégagent. Une coupe faite plus en avant montre les deux cartilages réunis et formant une bosse autour de laquelle Bergh a déjà remarqué que les dents exécutent leur mouvement de rotation.



Fig. 19. — Section transversale du bulbe de *Conus vicarius*. — *c*, cartilage; *m*, muscle; *d*, dent de la radule.

Les relations du sac des dards avec les canaux excréteurs des glandes salivaires sont les relations normales qu'on rencontre entre le bulbe et les glandes salivaires des autres Mollusques (fig. 18, Pl. III).

Bouvier (2) a signalé chez les Cônes « une petite masse glandulaire correspondant à deux glandes réunies en une seule masse (fig. 18, *glu*). Il en part deux conduits grêles,

(1) La partie inférieure de la coupe correspond à la face interne concave du sac.

(2) Bouvier, *loc. cit.*, p. 329.

qui embrassent l'œsophage, sans traverser les colliers nerveux, et vont aboutir au sac des dards, sur la partie inférieure de la petite branche de l'Y, » c'est-à-dire en avant du pied de l'Y, ou, en d'autres termes, en avant des cartilages, position normale des canaux excréteurs des glandes salivaires normales.

L'innervation du sac des dards est la même que celle du bulbe en général, et toute différente de celle de la gaine radulaire. Dans un bulbe ordinaire, la partie fondamentale reçoit deux gros nerfs de la face postéro-externe du ganglion buccal. Ces nerfs se rencontrent sur le sac des dards et Bouvier les décrit de la manière suivante : « Les nerfs du sac des dards, au nombre de deux par ganglion, vont se ramifier, un peu au-dessus du point où le sac se trifurque, » et j'ajouterai qu'ils vont se ramifier surtout sur le pied de l'Y, c'est-à-dire sur la partie fondamentale du bulbe.

En résumé, le sac des dards n'est pas, comme on le supposait, une simple gaine radulaire, mais un bulbe complet.

J'ai déjà signalé une différence entre les Mollusques à trompe de Buccin et les Cônes : chez les premiers le bulbe est au sommet, chez les Cônes il est resté à la base de la trompe. Il en existe une autre, relative à la position de l'organe par rapport à l'œsophage : chez les premiers, le bulbe est placé sous l'œsophage, tandis que chez les Cônes il est situé à droite. L'explication de cette anomalie de position nous est fournie par le mouvement de torsion à gauche, qui, au lieu de se produire comme d'ordinaire seulement en arrière du bulbe, a intéressé une partie de celui-ci, ou plutôt le bulbe ayant conservé sa situation primitive, la gaine s'est trouvée dans la zone de torsion et a entraîné dans sa marche le bulbe réduit et pédonculé. Chez les Diotocardes la gaine est toujours tordue, mais le bulbe ne l'est jamais, ce qui tient à sa taille relativement énorme et à son attache très large avec l'œsophage. Chez les Mollusques à trompe de Buccin, le bulbe et la gaine ne sont jamais tordus, parce que

ces deux organes ont suivi le sommet de la trompe et se sont dégagés de la zone de torsion.

Les conséquences de ce mouvement de torsion chez les Cônes ont été d'amener à droite tout ce qui se trouvait au-dessous de l'œsophage et à gauche ce qui normalement se trouvait au-dessus.

On a déjà vu la position occupée par des glandes salivaires. En se reportant au travail de Bouvier on trouve : que les centres nerveux supérieurs forment une masse sus-œsophagienne assez fortement rejetée à gauche, tandis que les centres inférieurs sont à droite. Les deux otocystes sont à droite à la base du pied ; la gauche en avant, la droite en arrière.

De plus, cette torsion s'est produite sur une région très courte, comme l'indiquent la torsion de l'œsophage, le nerf sus-intestinal de la chistoneurie et la position de l'aorte antérieure.

Le ganglion palléal droit se rattache largement au ganglion sus-intestinal, sans connectif distinct. En général, la distance entre les deux ganglions est en rapport avec la longueur de la torsion.

L'aorte antérieure passe sur l'œsophage de gauche à droite et d'arrière en avant, immédiatement en arrière des centres nerveux supérieurs, puis se coude brusquement de haut en bas et d'arrière en avant, traverse les colliers nerveux et se porte sur la face externe de la petite branche de l'Y, qui correspond morphologiquement à la face inférieure du bulbe.

Chez les *Terebra* de l'espèce A, le bulbe et les organes voisins occupent les mêmes positions que chez les Cônes. A la base du tube buccal (fig. 20, Pl. III) existe le renflement bulbo-œsophagien dans lequel s'ouvrent à droite le sac des dards et le canal excréteur de la glande à venin ; le premier en avant, le second en arrière.

Le sac des dards ne présente pas une division en bulbe et gaine, aussi nette que dans les Cônes. Il montre une partie pédonculée grêle, qui le rattache au renflement bulbo-

œsophagien, puis une région brusquement dilatée qui correspond à la partie fondamentale du bulbe et qui se poursuit en arrière par une partie effilée qui est l'homologue de la gaine. Dans son intérieur les dards ont tous la même direction, la pointe en arrière, et sont semblables à celui qu'on rencontre au sommet de la trompe.

Des glandes salivaires normales, placées à gauche de l'œsophage, se détachent deux canaux excréteurs, qui après un parcours identique à celui qu'on rencontre chez les Cônes, viennent déboucher dans le sac des dards, au point où la partie dilatée de celui-ci se continue avec la portion pédonculée.

Dans les *Terebra* de l'espèce B, il existe à la base du tube buccal et à droite une petite saillie B, fig. 21, Pl. III, dans laquelle on distingue facilement deux parties: l'une, en rapport avec le tube, est relativement large; l'autre, située dans le prolongement de la première, est au contraire très grêle. La position de cette saillie à la base du tube buccal et en avant des centres cérébroïdes, permet de l'homologuer au bulbe des Cônes et des *Terebra* de l'espèce précédente et de considérer ses deux parties comme représentant respectivement le bulbe et la gaine radulaire. Il est évident que dans ce rudiment de bulbe il n'existe ni cartilage ni radule.

Relativement aux glandes salivaires il existe une différence entre cette espèce et la précédente. Les canaux excréteurs, après être passés l'un au-dessus, l'autre au-dessous de l'œsophage, se réunissent en un canal commun qui court le long du bord supérieur droit du tube buccal et vient s'ouvrir dans l'intérieur de celui-ci en arrière du disque dont il a été question plus haut (1).

(1) En étudiant la partie antérieure du tube digestif des Mollusques à trompe, il m'est arrivé de trouver les glandes annexes chez des genres où elles étaient inconnues: *Terebra* (1) (gla, fig. 20, Pl. III), *Ancillaria* (2),

(1) A. Amaudrut, *Contribution à l'étude de la région antérieure de l'appareil digestif chez les Sténoglosses supérieurs* (Comptes rendus, 15 juin 1896).

(2) A. Amaudrut, *Sur l'appareil salivaire des Ancillaires* (Bull. de la Soc. zool. de France, t. XXI, 1896, p. 123).

Modifications éprouvées par le bulbe dans sa structure. — Après avoir indiqué brièvement l'influence du développement proboscidien sur la position et la forme du bulbe, je vais essayer de montrer que cette influence s'est produite également sur sa structure.

La partie la plus importante du bulbe est évidemment la langue, composée de pièces dures qui servent d'appui aux muscles qui d'autre part se fixent sur la membrane élastique. Cette langue étant le contenu du bulbe, nous pouvons prévoir que toute modification importante du contenant doit avoir un retentissement sur le contenu.

Pour faciliter, autant que possible, la lecture de ce chapitre je crois utile d'en résumer dès maintenant le contenu; le lecteur étant ainsi prévenu du but à atteindre, son attention s'arrêtera sur des faits qui, sans cet avertissement, pourraient passer inaperçus, ou lui paraître d'une importance médiocre.

Chez les Mollusques primitifs la langue est large, comme le bulbe. Les cartilages sont au nombre de quatre paires, symétriques. Des muscles les réunissent d'un même côté et plus ou moins d'un côté à l'autre. A mesure qu'on s'élève dans la série, la langue diminue de largeur et en général augmente de longueur; les cartilages d'un même côté se rapprochent, se fusionnent pour se confondre en un seul. Les

Rapana bezoar (gla, fig. 13, Pl. II) et *Iopas sertum* (fig. 76, Pl. X). Dans un travail récent, Bergh ⁽¹⁾ a passé en revue trente-trois espèces de Cônes dont deux seulement (*C. maculosus* et *C. vexillum*) lui ont montré l'existence d'une « glande supplémentaire qui s'ouvre à côté de la gaine radulaire et inférieurement dans la cavité du bulbe ». J'ai retrouvé cette glande chez *C. vicarius*, *arenatus*, *quercinus* et *eburneus*. Elle se compose toujours de deux parties (gla, fig. 18, Pl. III) : l'une postérieure, relativement large, est la glande proprement dite; l'autre antérieure, très grêle, forme le canal excréteur. Ce dernier vient déboucher à l'extrémité de la trompe. Bergh n'a vu de cette glande que la région postérieure, ce qui explique qu'il la fasse déboucher dans le renflement bulbo-œsophagien. Elle correspond à la glande salivaire annexe droite des Purpuridés, la glande gauche ayant disparu dans le mouvement de torsion qui a intéressé cette région de l'appareil digestif.

(1) Bergh, *loc. cit.*, p. 127 et 130.

deux cartilages résultants se fusionnent à leur tour, en avant sur la ligne médiane. Le rapprochement et la fusion des cartilages entraînent un raccourcissement d'abord et une disparition ensuite des muscles qui les réunissent et par suite une simplification de structure et une augmentation de solidité de l'appareil de soutien.

Des cartilages séparés, ou du cartilage résultant, se détachent des muscles dont les plus importants se rendent à la membrane élastique. Quels que soient le nombre et la forme des cartilages, ces derniers muscles se rencontrent à peu près partout, avec les mêmes caractères et en nombre constant.

Je diviserai donc l'étude de ce chapitre en deux parties : 1° cartilages et muscles qui les réunissent entre eux ; 2° muscles allant des cartilages à la membrane élastique.

Cette division ne sera pas toujours rigoureusement respectée, car il sera souvent nécessaire de faire intervenir les muscles de la membrane élastique pour préciser les régions qui, sur le cartilage composé, correspondent à des cartilages primitifs.

A. CARTILAGES ET MUSCLES QUI LES RÉUNISSENT ENTRE EUX. — *Patelle*. — Dans la Patelle (fig. 26, 27, 28, 29), il existe quatre paires de cartilages ne présentant entre eux aucune union cartilagineuse : les cartilages antérieurs (*a*), rapprochés en avant où ils paraissent fusionnés, écartés en arrière ; les postérieurs (*p*), placés derrière les précédents, et les latéraux placés de chaque côté du sommet des cartilages antérieurs. Les latéraux comprennent deux paires : les latéraux supérieurs (*s*) et les latéraux inférieurs (*i*). En tout huit cartilages. Les trois premières paires ont été signalées par Geddes (1) et Gibson (2), les latéraux inférieurs n'ont jamais été mentionnés.

(1) Geddes, *On the Mechanism of the Odontophore in certain Mollusca* (Trans. Zool. Soc. Lond., 1879, p. 486).

(2) Gibson, *Anatomy and Phys. of Patella vulgata* (Trans. of the Roy. Soc. of Edinburgh, 1885, p. 608).

La figure 26 nous montre les trois paires de cartilages décrits par Geddes; ils sont vus de la face supérieure du bulbe, les muscles qui les cachent ayant été enlevés ou écartés. Les cartilages *a* et *p* occupent leur position normale, les cartilages *ls* sont un peu rejetés latéralement. La forme et la position relative de ces trois premières paires sont suffisamment indiquées sur la figure. Les figures suivantes 27, 28, 29, qui représentent le bulbe vu de sa face inférieure, montrent les cartilages de la quatrième paire (*li*).

Ces différents cartilages sont réunis entre eux par des muscles puissants, dont les plus superficiels sont ceux qui relient les cartilages postérieurs aux latéraux inférieurs et supérieurs; ils sont vus sur la face inférieure du bulbe (fig. 27) et désignés respectivement par *p's*, *pli*.

Entre les muscles longitudinaux, on observe une première couche de fibres transversales (*mlii*, fig. 27, 29), qui réunit les cartilages *li* en avant, et le prolongement des cartilages *ls* en arrière, en passant sous les muscles longitudinaux précédents. Au-dessous (1) des muscles *mlii* existent quatre faisceaux longitudinaux (fig. 27) de taille inégale, qui s'insèrent en avant sur la membrane élastique, tandis qu'en arrière, les plus gros (*ti*) se fixent sur les cartilages postérieurs, et les plus petits (*pai*, *p'a'i'*), placés à l'intérieur des précédents, s'insèrent sur les parois de la cavité générale.

Tous les muscles précédemment cités étant enlevés, on obtient la figure 28, qui nous indique que les cartilages latéraux sont encore réunis entre eux par une deuxième couche de fibres transversales (*mlis*). Comme la précédente, elle réunit en avant les cartilages *li* et en arrière les cartilages *ls*. Cette deuxième couche musculaire est indépendante des parties sous-jacentes; si on la fend sur la ligne médiane et qu'on rabatte les bords à droite et à gauche, on remarque une troisième couche musculaire transver-

(1) Le bulbe est vu par sa face inférieure; les expressions « au-dessous » et « au-dessus » doivent être interverties si on l'examine par sa face supérieure.

sale (fig. 29) divisée en trois régions par deux lignes blanches dirigées obliquement d'arrière en avant et de l'extérieur à l'intérieur, de manière à former un V renversé. Ces lignes correspondent aux cartilages antérieurs (*a*); elles comprennent entre elles les muscles *ma*, et de chacune d'elles se détachent les muscles (*malsi*) qui se rendent au cartilage latéral supérieur correspondant. Ce dernier est réuni au latéral inférieur par les muscles *mlils*. Il existe donc trois plans de fibres musculaires transversales réunissant infé-

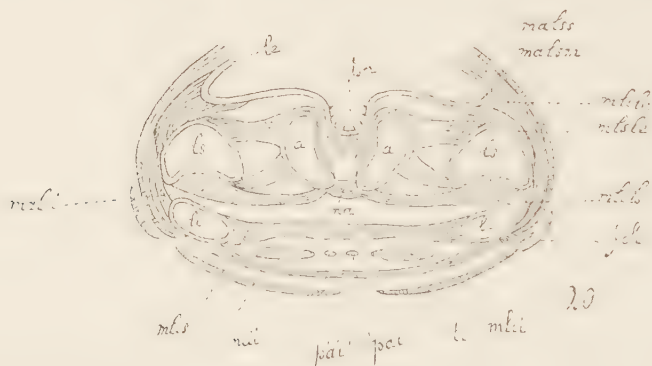


Fig. 20. — Section transversale du bulbe de Patelle. — *a*, cartilage antérieur; *ls*, cartilage latéral supérieur; *li*, cartilage latéral inférieur; *ma*, muscle unissant les deux cartilages antérieurs; *malsi*, *malssm*, *malss*, muscles unissant les cartilages *a* et *ls*; *mlis*, *mlil*, muscles réunissant les cartilages *li*; *mlils*, muscles d'union des cartilages *li* et *ls*; *mlile*, muscle allant du cartilage *li* à la membrane élastique *le*; *tsm*, tenseur supérieur; *ti*, tenseur inférieur; *pai*, muscle papillaire inférieur; *feh*, fléchisseur des cartilages.

rieurement les différents cartilages, et non deux, comme le disent Geddes et Gibson.

Une coupe transversale passant à environ trois millimètres du sommet de la langue intéresse les trois paires de cartilages *a*, *ls*, *li* (fig. 20, *t*). Elle nous montre les trois couches de muscles et leurs relations avec les cartilages. On remarquera que les fibres supérieures du muscle *malsi* s'insèrent sur *a*, tandis que les fibres inférieures passent sous les deux cartilages antérieurs, pour se rendre du cartilage latéral supérieur droit au cartilage supérieur gauche.

Cette coupe transversale nous montre d'autres muscles. Ce sont d'abord deux paires de bandes musculo-cartilagineuses (*malss*, *malsm*), réunissant transversalement le cartilage antérieur au cartilage latéral supérieur. Leur extrémité en rapport avec *ls* est musculaire, l'autre extrémité est granuleuse et se colore fortement par le picro-carmin. La bande *malss* se continue sur la face interne de *a* jusqu'au muscle *ma*. Latéralement on remarque les muscles (*mlils*) réunissant les cartilages *li*, *ls*, et les muscles (*mlile*, *mlsle*) qui vont des cartilages latéraux à la membrane élastique.

Du cartilage latéral inférieur se détache un faisceau (*fch*, fig. 20, *t*, et 27, Pl. IV) qui se porte en avant et latéralement, pour se confondre avec les parois de la cavité buccale. Ce muscle est important pour établir, dans la suite, l'homologie du cartilage latéral inférieur.

Chiton. — L'appareil de soutien du *Chiton*, débarrassé des muscles qui l'entourent (fig. 21, *t*), se présente sous la forme de deux jambes, écartées en arrière, réunies en avant seulement par des muscles transverses.

Chaque jambe se compose d'une partie fondamentale cylindrique, d'un blanc laiteux, de consistance molle, résistant peu à la pression. Deux régions tranchent sur l'ensemble par leur couleur jaunâtre et leur plus grande résistance à la pression.

D'abord, c'est une expansion en forme d'aile (*li*), qui se détache de la partie antérieure latérale de la jambe. En avant cette expansion est jaunâtre, épaisse, arrondie, tandis qu'en arrière elle est grisâtre, aplatie latéralement et bien détachée de la partie fondamentale du cartilage.

En arrière, la partie fondamentale blanche se rétrécit en forme de coin, et est reçue dans une sorte de fer à cheval, placé à plat, de couleur jaunâtre, de consistance ferme et dont le plan est un peu plus élevé que le niveau postérieur du cartilage. Si on examine cette région par la face inférieure (fig. 30, Pl. IV), on remarque que les deux branches

du fer à cheval passent sur cette face et se soudent par leur extrémité, de manière à laisser entre elles une boutonnière au fond de laquelle on aperçoit la substance blanche fondamentale.

Une coupe transversale passant en arrière et intéressant les deux branches du fer à cheval, nous montre ses relations avec la partie fondamentale du cartilage, et en même temps une différence de structure en rapport avec la différence d'aspect extérieur (fig. 22, *t*). La substance blanche est formée par une coque épaisse qui, au lieu de contenir un réseau fibreux avec cellules vésiculeuses dans les mailles, ne contient que quelques granulations localisées contre les

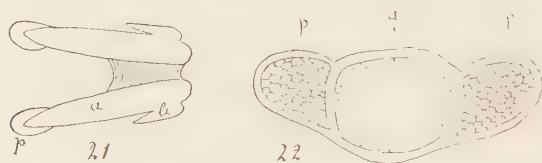


Fig. 24, 22. — Figure 24. Appareil cartilagineux de *Chiton*. — *a, p, li*, cartilages antérieur, postérieur et latéral inférieur. — Figure 22. Section transversale intéressant la région postérieure des cartilages *a* et *p*.

parois; c'est en quelque sorte un cartilage vide, réduit à sa coque, ce qui explique le peu de consistance de cette partie fondamentale.

Le fer à cheval au contraire présente la structure ordinaire du cartilage des Mollusques inférieurs. Les muscles qui partent de la région postérieure de la jambe s'insèrent tous sur les bords du fer à cheval et ont même destination que ceux qui partent des cartilages postérieurs de Patelle. Le fer à cheval est donc l'homologue du cartilage postérieur de Patelle.

Une coupe transversale (fig. 23, *t*) intéressant la partie antérieure de la langue, mais pratiquée dans un bulbe complet, nous indique que la substance cartilagineuse n'est pas réduite aux parties citées plus haut. Au-dessous de la lame élastique existe, de chaque côté, un noyau cartilagineux (*ls*)

Dans cette même région antérieure, la partie fondamentale blanche est formée encore d'une coque épaisse, mais qui



n'est pas complètement vide. Du côté interne, elle est remplie d'un tissu consistant analogue à celui qu'on rencontre dans le fer à cheval. Du côté externe, la coque est encore tapissée par des granulations; entre ces deux régions existe une zone de petites cellules, formant passage aux granulations. La partie fondamentale de la jambe présente donc deux régions histologiquement distinctes: l'une postérieure, réduite à la coque et aux granulations, l'autre antérieure, présentant du côté interne une différenciation en cellules cartilagineuses. On ne saurait considérer ces deux régions comme appartenant à deux cartilages différents, car elles ne sont pas séparées par une coque distincte; les cellules passent insensiblement aux granulations. La différenciation

a pour conséquence de renforcer l'insertion des muscles (*ma*) qu'on ne rencontre que dans cette région différenciée. Par sa position, ses relations avec les autres cartilages et ses attaches musculaires, cette partie fondamentale de la jambe est l'homologue du cartilage antérieur de Patelle.

La saillie en forme d'aile (*li*) est séparée du cartilage antérieur par la coque de ce dernier, elle est remplie de cellules cartilagineuses. Inférieurement les deux ailes sont réunies par des muscles, qui à leur origine forment un faisceau unique, mais qui ne tardent pas à se dédoubler (*mlis*, *mlü*) pour livrer passage aux muscles *ti*. Extérieurement cette saillie donne le muscle *fch*; elle est donc l'homologue du cartilage latéral inférieur de Patelle.

Dans son travail sur les Chitons, Plate (1) ne fait que mentionner les cartilages : « L'appareil masticateur se distingue de celui des autres Gastéropodes par ce que les pièces de soutien ne sont pas consistantes, mais représentées par des vésicules creuses remplies d'air, » ce qui est exact pour une partie seulement du cartilage antérieur, qui seul jusqu'ici avait attiré l'attention des auteurs.

Une remarque est à faire ici. Les Chitons étant considérés avec raison comme représentant des formes plus archaïques que les Patelles, l'appareil d'appui a dû débiter dans la série des Mollusques par une seule paire de cartilages, de laquelle se sont détachées ensuite les trois autres paires cartilagineuses. Mais d'autre part, chez les formes plus récentes, quand on retrouve les quatre cartilages, ils ne sont plus indépendants. On est donc obligé d'admettre que les cartilages latéraux et postérieurs, après s'être séparés de la masse principale, se sont de nouveau fusionnés avec elle.

Nérítidés. — *Nerita*. — Dans les trois espèces que j'ai étudiées, *N. plexa*, *tessellata* et *Rumpti*, le cartilage postérieur est bien distinct et non soudé au cartilage antérieur, mais au lieu d'être placé dans le prolongement de *a*, il est relevé

(1) Plate, Ueber den Bau des Chiton aculeatus L. (Sitzungs Bericht der Gesellschaft Naturf. Fr. zu Berlin, 13 oct. 1895, n° 8, p. 455).

et repose en grande partie sur la région postérieure du cartilage antérieur. Les cartilages latéraux ont exécuté un mouvement de rotation de bas en haut et de l'extérieur à l'intérieur, tout en se rapprochant de *a*; le latéral supérieur est encore indépendant, mais le latéral inférieur est venu se souder à la partie antérieure de *a*.

Dans *Nerita tessellata* (fig. 31, Pl. IV), les cartilages et les muscles qui les réunissent présentent une masse ovoïde, dans laquelle on distingue en avant et latéralement le cartilage *li* soudé au cartilage *a* et recouvert par la membrane élastique. En arrière de *li* s'observe le cartilage latéral supérieur représenté par une bandelette (*ls*) sur le bord interne de laquelle s'insère la membrane élastique, tandis que sur le bord externe se fixent les muscles *p**ls*, qui chez Patelle occupent la face inférieure du bulbe. En arrière, nous voyons le cartilage *p* fortement relevé et ne donnant des attaches musculaires que sur son pourtour. Si on enlève la membrane élastique et les muscles qui s'insèrent sur elle, on enlève également la bandelette *ls*, ce qui nous indique que le cartilage est fixé à la membrane élastique et occupe la même position que dans *Chiton*, avec cette différence toutefois : c'est que *ls* est situé tout entier en arrière de *li*, tandis que dans *Chiton* la partie antérieure de *ls* est sur le même niveau que *li*. Ce déplacement dans le niveau des cartilages a pour conséquence de dégager davantage le sommet de la langue. La figure 32, Pl. IV, représente les cartilages antérieurs et postérieurs, ces derniers rabattus d'avant en arrière dans le prolongement des premiers. Les cartilages *a* sont réunis entre eux par le muscle transversal *ma*. Sur la saillie *li* existe un pigment noir abondant qui s'observe également sur les faces articulaires des cartilages *a* et *p*.

Sur une coupe transversale intéressant la saillie *li*, on se rend compte du degré de soudure entre les deux cartilages (fig. 24, *t*). On remarque qu'elle n'intéresse que les coques ou enveloppes des deux cartilages. Inférieurement se détache

de *li* le muscle *mli*, qui sur la ligne médiane vient renforcer le muscle *ma*.

Navicella Janelli. — Les cartilages présentent beaucoup de ressemblance avec ceux de *N. tessellata*. Les antérieurs sont très allongés, les postérieurs relevés, les latéraux inférieurs soudés en avant aux antérieurs. Les latéraux supérieurs occupent la même position, mais ils présentent plus d'indépendance avec la membrane élastique que dans *Nerita*

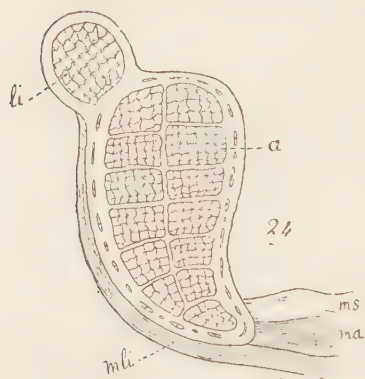


Fig. 24. — Coupe transversale de la langue de *Nerita tessellata* passant par les cartilages *a* et *li* séparés par une coque cartilagineuse; *mli* et *ma*, muscles réunissant inférieurement les cartilages *li* et *a*; *ms*, substance amorphe avec fibres d'apparence striée.

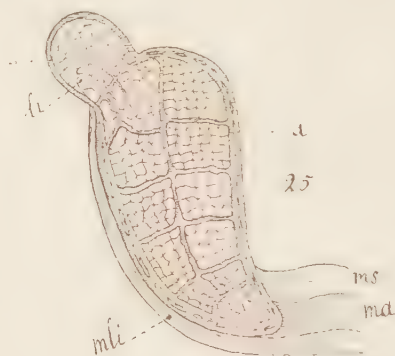


Fig. 25. — Coupe transversale pratiquée dans l'appareil de soutien de *Navicella Janelli*. — *a* et *li*, cartilages antérieur et latéral inférieur, la coque qui les sépare est en partie résorbée.

et *Chiton*, et par suite se rapprochent davantage de ce que nous avons vu dans *Patelle*. Sur la saillie *li* et dans la région d'articulation des cartilages antérieurs et postérieurs on observe, comme dans *Nérite*, un pigment noir abondant. Tous ces cartilages sont durs, résistants à la pression, ce qui tient sans doute à l'épaisseur considérable de leur coque.

La coupe transversale passant par la saillie *li* (fig. 25, *t*) ressemble beaucoup à celle de *Nérite* (fig. 24). Dans les deux genres, la coque se compose d'une substance épaisse, homogène, présentant çà et là des cellules allongées, dispo-

sées en séries et placées à peu près au milieu de l'épaisseur de la coque. Dans l'intérieur du cartilage, la substance qui sépare les cellules cartilagineuses est régulièrement orientée longitudinalement et transversalement. Il y a une différence cependant : dans *Nerita* la saillie représentant le cartilage latéral inférieur est encore nettement séparée du cartilage antérieur par cette substance d'enveloppe, tandis que dans *Navicelle*, la coque a disparu en grande partie au point de contact, et la substance intercellulaire formant réseau dans l'intérieur se continue dans la saillie *li*.

Au niveau de cette saillie les deux cartilages antérieurs sont réunis inférieurement par des muscles et par une substance spéciale. Les muscles *ma* vont transversalement d'un cartilage à l'autre et s'arrêtent brusquement à la substance de la coque, sans aucun indice de pénétration dans son intérieur ; la couche supérieure (*ms*), d'une épaisseur à peu près égale à la couche musculaire, se compose d'une substance fondamentale homogène se colorant par les réactifs, comme la coque du cartilage ; dans son intérieur existent des granulations très petites et çà et là des paquets de deux ou trois fibres musculaires d'apparence striée. De même que la précédente elle s'arrête à la coque du cartilage *a*. Au-dessous de ces deux couches passent transversalement les muscles (*ml*) allant d'une saillie à l'autre.

Plus en arrière la coupe intéresse le cartilage latéral supérieur et nous le montre indépendant du cartilage antérieur et de la membrane élastique (fig. 26, *t*) ; quant au cartilage *li*, il est représenté par une saillie beaucoup plus petite, située à un niveau plus bas, et complètement fusionnée avec le cartilage antérieur.

La face inférieure du cartilage latéral supérieur est concave et recouvre la face inférieure convexe du cartilage antérieur. Les coques sont bien distinctes et leurs faces situées en regard sont chargées d'un pigment noir, signalé déjà au sujet des articulations *p* et *a*. Sur la région supérieure de la saillie *li* s'insèrent les muscles (*mlils*, *mlile*) qui se rendent

respectivement au cartilage supérieur et à la membrane élastique. Sur la face externe de la même saillie on remarque un gros muscle longitudinal dont les fibres s'insèrent sur elle à différents niveaux. Comme ce muscle prend son origine en arrière sur le cartilage postérieur, il représente bien le muscle *pli*, figure 27, de Patelle. Enfin, au-dessous de la saillie prennent naissance, comme d'ordinaire, les muscles *mli*. Le muscle *mlsle*, d'externe qu'il était dans Patelle, est devenu supérieur et sert d'intermédiaire entre le cartilage et la membrane élastique.



Fig. 26. — Coupe transversale de l'appareil cartilagineux de *Navicella Janelli* passant en arrière de la coupe 25. — *a* et *li*, cartilages antérieur et latéral inférieur fusionnés ; *ts*, latéral supérieur indépendant ; *pli*, muscles réunissant les cartilages *p* et *li*. Pour les autres muscles voir figure 20 de Patelle.

C'est par l'atrophie de ce muscle que le cartilage paraît soudé à la membrane élastique dans Chiton et Nérite.

Si l'on compare les figures 20, *t* de Patelle et 26, *t*, de Navicelle on peut se rendre compte de la marche suivie par les cartilages. D'abord les cartilages antérieurs et postérieurs ont conservé leurs positions respectives. Le cartilage latéral supérieur a exé-

cuté un mouvement de rotation de bas en haut et en même temps un mouvement de translation d'avant en arrière, il est venu se placer entre la membrane élastique et le cartilage antérieur, tout en abandonnant la pointe de la langue. L'absence de ce cartilage dans la région antérieure a entraîné pour cette région la disparition des muscles qui l'accompagnent. Le cartilage inférieur a exécuté seulement le mouvement de rotation et est venu se souder au cartilage antérieur. Les conséquences ont été de simplifier la structure de la langue dans sa partie antérieure et de la rendre plus étroite.

Turbonidés et Trochidés. — Les Turbos et les Troques présentent les plus grandes ressemblances dans leur appareil cartilagineux, aussi je me contenterai de décrire celui de *Turbo coronatus*.

L'ensemble des pièces de soutien semble, au premier abord, réduit aux deux paires de cartilages *a* et *p* (fig. 33, Pl. IV). Les premiers sont réunis entre eux par des muscles transversaux, qui commencent seulement à 3 millimètres du sommet; en avant de ce point les cartilages sont libres. Ils sont aplatis et leur plan est incliné de l'extérieur à l'intérieur et de haut en bas, de manière à limiter entre eux une gouttière en forme de V. Sur la face externe, et à une certaine distance du sommet, ils présentent chacun une saillie (*li*) de couleur blanche, tandis que le reste de la face supérieure est grisâtre. La membrane élastique passe sur la saillie *li* avant de se réfléchir vers le bas, il en résulte donc que toute la région située en avant de *li* est complètement indépendante des parois du bulbe. En arrière, les cartilages antérieurs sont un peu élargis et leur extrémité libre est arrondie.

Les cartilages postérieurs sont situés en partie au-dessous des précédents, en partie dans leur prolongement. Ils ont la forme d'un ménisque convergent, la face concave s'articule avec la face postérieure convexe du cartilage antérieur.

La saillie *li* représente le cartilage inférieur, comme on peut s'en assurer par l'examen de la figure 27, *t*, qui reproduit une coupe transversale de cette région. Le cartilage antérieur est pourvu d'une coque distincte; sur son bord supérieur est placé une sorte de fer à cheval, d'aspect granuleux, dont les bords amincis descendent jusqu'à la base du cartilage *a*, mais sans se rejoindre. Dans la partie supérieure renflée du fer à cheval, on observe, au milieu d'une substance granuleuse, un certain nombre de cellules cartilagineuses, absolument semblables à celles qui sont contenues dans l'intérieur de la coque de *a*. Par sa position, ce noyau est bien le correspondant du cartilage de Navicelle. Un gros muscle

transversal réunit inférieurement les deux saillies ; c'est le muscle *mli*.

La coupe suivante (fig. 28, *t*), passant en arrière de la précédente, nous montre une pénétration plus grande des cartilages. La coque du cartilage antérieur a disparu au point de contact et les fibres contenues dans son intérieur pénètrent dans la substance granuleuse. Inférieurement, on retrouve les muscles *mli*. Au-dessus du point d'insertion de ces derniers existent les muscles *fch*. En arrière de cette région se détachent les muscles *mlile* (fig. 29, *t*) qui se rendent à la

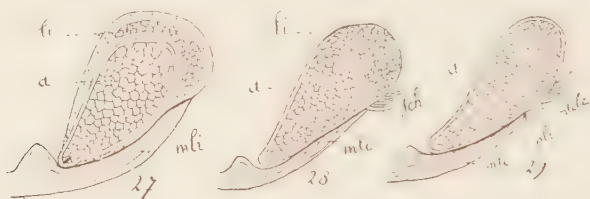


Fig. 27, 28, 29. — Coupes transversales pratiquées d'avant en arrière dans l'appareil de soutien de *Turbo coronatus*. Mêmes lettres que dans les figures précédentes.

membrane élastique et *pli* qui vont se fixer au cartilage postérieur.

Quant au cartilage latéral supérieur, il est représenté par une mince couche granuleuse occupant la même position que dans *Navicelle*, mais il est fixé à la membrane élastique comme dans *Chiton* et *Nerita*.

Fissurellidés. — *Fissurella concinna*. — Nous allons trouver ici une concentration encore plus grande des cartilages. La masse musculo-cartilagineuse vue d'en haut nous montre, comme d'ordinaire, la saillie *li*. Le cartilage *ls* est représenté comme dans *Turbo* par une mince bande cartilagineuse située à la limite de la membrane élastique et des muscles *p/ls*. Ces derniers occupent maintenant la face supérieure. Le cartilage postérieur est à peine visible de la face supérieure, tandis que de la face inférieure on en aperçoit une grande partie (fig. 34, Pl. IV). De son bord antérieur se détachent

les muscles *pli*, dont les fibres s'étalent d'arrière en avant sur la face inféro-externe du cartilage antérieur, c'est-à-dire sur la région qui correspond au cartilage *li*.

Sur la coupe transversale la saillie *li* (fig. 30, *t*) est encore assez distincte des cartilages antérieurs. Ceux-ci sont réunis par un seul paquet de fibres musculaires, mais les plus inférieures de ces fibres se continuent jusqu'à la saillie *li*. Ces fibres unissantes représentent donc les muscles *ma* et *mli*.

La coupe suivante (fig. 31, *t*) prise plus loin en arrière nous montre encore la saillie *li*, mais située beaucoup plus bas. Les muscles *mli* de la figure précédente s'arrêtent à

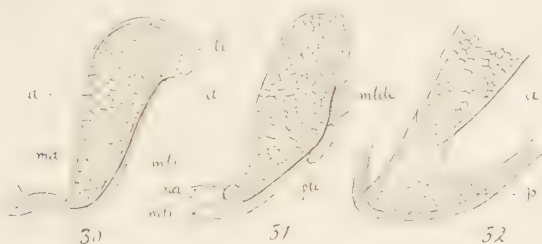


Fig. 30, 31. — Coupes transversales pratiquées d'avant en arrière dans les cartilages de *Fissurella concinna*.

Fig. 32. — Coupe longitudinale intéressant les cartilages *a* et *p* du même animal.

ce niveau ; extérieurement, elle sert d'attache au muscle longitudinal *pli* et par sa partie supérieure elle fournit les muscles *mtle*.

Les cartilages postérieurs sont encore bien distincts des cartilages antérieurs, cependant les portions de leurs coques qui sont situées en regard sont perforées et traversées par des filaments de substance cartilagineuse s'anastomosant dans l'intervalle laissé entre les cartilages (fig. 32, *t*). C'est là un indice de soudure que nous trouverons réalisée plus loin.

Parmophore. — Dans le *Parmophore*, la masse cartilagineuse est puissante. Les cartilages postérieurs sont plus indépendants que dans *Fissurella*, ils sont également plus gros et placés comme d'ordinaire en arrière des carti-

lages *a*, mais ils s'étendent au-dessus et au-dessous de la partie postérieure de *a*, entourant celle-ci comme un fer à cheval (fig. 35, Pl. IV). Les cartilages antérieurs vus de la face supérieure présentent deux régions bien distinctes : l'une interne, occupant un plan inférieur, est d'un gris sombre, l'autre externe et supérieure est d'un blanc brillant. La partie antérieure de celle-ci laisse voir, dans un plan un peu inférieur, la saillie *li* qui se continue en arrière et au-dessous par une légère crête longitudinale. Sur cette crête s'insèrent les muscles qui naissent d'ordinaire du cartilage *li*. En effet, nous trouvons en avant le muscle *fch* (fig. 36, Pl. V); en arrière, les différents faisceaux de *pli*, dont les fibres les plus internes sont les plus courtes, puis, à l'extérieur, le muscle *mlile*, dont les fibres s'engagent sous les faisceaux externes de *pli* pour venir s'insérer sur la crête *li*, et enfin le muscle transversal *mli*.

Je ne pense pas toutefois que cette crête représente le cartilage *li* dans toute sa longueur, mais seulement dans sa partie antérieure. En effet, déjà dans Patelle, et encore dans les autres genres précédemment étudiés, il existe quelques fibres musculaires, allant de la face inférieure du cartilage *p* à la face inférieure du cartilage *a*. Dans Patelle, les muscles *mpa* (fig. 29, Pl. IV) sont séparés des muscles *pli*, par les couches musculaires réunissant inférieurement les cartilages *li* et *ls*. Dans Parmophore, les cartilages *ls* étant passés sous la membrane élastique et les cartilages *li* s'étant soudés au cartilage *a*, il en est résulté la disparition des muscles *mls* (fig. 29) qui réunissaient transversalement les parties postérieures des cartilages *ls*; dès lors, les muscles *pli* et *mpa* se trouvent en contact et forment un faisceau unique, dans lequel les fibres qui s'insèrent le plus en avant représentent *pli*, tandis que les fibres plus courtes appartiennent à *mpa*. Dans Parmophore, les cartilages postérieurs étant très gros, par rapport à ceux de Patelle, on s'explique le grand développement des muscles *mpa*.

Haliotide. — Quelques points peu importants distinguent

les cartilages de l'Haliotide et du Parmophore. Les postérieurs ne sont pas situés dans le prolongement des cartilages antérieurs, mais au-dessous de la partie postérieure de ceux-ci. On les aperçoit à peine quand on a rabattu les muscles de la face supérieure du bulbe (fig. 37, Pl. V). La face inférieure du bulbe montre, en arrière, deux saillies musculaires, symétriques, en forme de demi-sphère, en avant desquelles on remarque un sillon transversal (*st.*, fig. 38) qui correspond au bord antérieur du cartilage *p*, et les deux masses musculaires ne sont autre chose que les muscles qui, après avoir contourné le bord postérieur de l'appareil de soutien, se portent sur la membrane élastique au-dessus des cartilages. Les muscles *mpa* et *pli* ne s'insèrent plus selon une ligne longitudinale de part et d'autre de laquelle partent les muscles *mli*, *mlile* comme dans Parmophore. Entre les muscles *mli* et *mlile* existe une région assez vaste, servant de réception, du côté interne aux muscles *mpa* et du côté externe aux muscles *pli*.

Cypræa erronens. — Les cartilages, débarrassés de l'appareil musculaire puissant qui les entoure, ont chacun la forme d'une faux, comme le dit Malard (1), les pointes dirigées en arrière, les talons en avant (fig. 33, *t*). Ces derniers sont réunis entre eux par une substance musculo-cartilagineuse d'un gris jaunâtre, qui rappelle assez ce que nous avons vu chez Nérîte et Navicelle. La partie coupante de la faux est tournée à l'intérieur, le plan est relevé de l'intérieur à l'extérieur, de telle sorte que le bord externe épaissi occupe un niveau supérieur. L'ensemble des deux cartilages forme ainsi une gouttière médiane pour la réception de la radule. Ils sont d'un blanc brillant et rappellent, par leur dureté, les cartilages de Nérîte. Le fond de la gouttière est occupé d'abord par une couche très mince de fibres transverses réunissant les cartilages ; sous cette couche, on observe par transparence deux faisceaux musculaires longitudinaux. Cet

(1) Malard, *Structure de l'appareil radulaire (odontophore) des Cypréides* (*Bull. de la Soc. philomathique*, février 1889).

appareil musculaire est celui qu'on rencontre en général, mais si on dissocie les muscles, on trouve au-dessous, au lieu de la paroi céphalique, une nouvelle couche de fibres musculaires transversales beaucoup plus épaisse que la précédente et qui s'étend assez loin à droite et à gauche.

A l'extrémité postérieure du cartilage (pointe de la faux) existe un noyau cartilagineux, déjà signalé par Malard sous le nom de « noyau fibro-cartilagineux ».

Une coupe transversale passant à une faible distance du sommet des cartilages (talons de la faux) (fig. 34, *t*) nous montre la partie fondamentale du cartilage *a* entourée d'une coque bien nette; le bord supérieur est surmonté d'un fer à cheval cartilagineux (*li*), dont la branche externe se continue sur la face externe de *a* et se dirige de haut en bas, un peu obliquement de l'intérieur à l'extérieur, de manière à faire prendre à l'ensemble la forme d'une faucille.

Au-dessus du fer à cheval (lame de la faucille), on remarque un nouveau noyau cartilagineux en forme de croissant, plus épais que le précédent, supportant la membrane élastique, à laquelle il paraît fixé. Ce noyau est nettement séparé du premier dans sa partie moyenne, mais de ses deux extrémités se détachent des fibres musculaires qui le rattachent au cartilage *li*.

L'histologie de ces trois cartilages est un peu différente. Le cartilage antérieur présente une coque anhyste bien distincte, dans l'intérieur de laquelle existent de grosses cellules cartilagineuses sans trace de fibres; ces cellules sont polyédriques, plus grandes au milieu qu'aux bords et séparées les unes des autres par une couche épaisse de matière cartilagineuse; elles m'ont paru dépourvues de protoplasma et de noyau, ce qui donne à la coupe l'aspect d'un faisceau de sclérenchyme. Chez Nérîte, dont le cartilage présente comme ici une grande dureté, la substance cartilagineuse est également abondante, mais on observe encore très nettement les noyaux et le protoplasma.

A un faible grossissement les deux autres cartilages

paraissent constitués par une matière fondamentale dans laquelle seraient plongées de nombreuses granulations, mais à un grossissement plus fort on distingue des cellules à membrane très mince, à protoplasma homogène, avec un gros noyau. A l'extrémité du manche de la faucille, les cellules ont une membrane plus épaisse, ce qui rapproche ces cellules de celles du cartilage *a*.

Je considère la partie cartilagineuse en forme de faucille, et le croissant placé au-dessus de la lame, comme représentant respectivement les cartilages *li* et *ls*. Ils ont exécuté



Fig. 33, 34, 35. — Figure 33. Ensemble des cartilages de *Cypræa*. — Figure 34. Coupe transversale de la région antérieure de la langue intéressant les trois cartilages *a*, *li*, *ls*. — Figure 35. Coupe longitudinale. Mêmes lettres que dans la figure 20 de Patelle.

ici un mouvement de rotation de bas en haut, comme chez les Diotocardes, avec cette différence toutefois, que le cartilage *li* s'est allongé dans les deux sens : le prolongement supérieur est venu se placer entre les deux cartilages *a* et *ls*, tandis que le prolongement inférieur a donné le manche de la faucille.

Du manche de la faucille, se détachent intérieurement les muscles *mlis* et *mlii*, séparés comme dans Patelle par les muscles tenseurs *li*, tandis que le bord externe donne *mlile*, dont les fibres les plus internes se rendent sur le cartilage *ls* et constituent le muscle *mlils*. Extérieurement, le cartilage latéral supérieur n'est pas relié directement au cartilage *a*,

comme dans Patelle; les muscles *malsi* manquent, mais intérieurement on retrouve *malss*.

Par sa face supéro-interne, le cartilage *ls* est en partie soudé à la membrane élastique, mais sur sa face supéro-externe on observe encore de petites fibres musculaires intermédiaires entre le cartilage et la membrane élastique et qui représentent les muscles *mlse* de Patelle.

Une coupe faite dans le sens longitudinal verticalement, et passant par la pointe de la faux (fig. 35, 1, nous montre les relations du noyau fibro-cartilagineux avec cette pointe. Là, le cartilage antérieur se continue par une trainée cartilagineuse pédonculée, formée de cellules à membrane mince, sur laquelle s'insèrent les muscles qui naissent d'ordinaire du cartilage postérieur.

Les Cyprées sont des Mollusques à trompe acrembolique placés en général assez haut; parmi les Monolocardes. Déjà, l'étude du système nerveux a permis à Bouvier (1) de dire que les Cyprées présentent des caractères mixtes entre les Paludines et les Rhipidoglosses; les ganglions pédieux sont, en effet, remplacés par deux longs cordons ganglionnaires réunis par de nombreuses anastomoses et ressemblent à s'y méprendre aux cordons nerveux de l'Haliotide. Haller (2), en se basant sur les caractères fournis par le rein, l'appareil génital et surtout le système nerveux, les place à la base des Téniglosses et en fait, avec les Paludines et les Cyclophores, le sous-groupe des Architéniglosses. J'ajouterai que les caractères fournis par l'appareil cartilagineux, par la longue gaine radulaire et par l'armature de la radule doivent faire considérer les Cyprées comme s'étant détachées de bonne heure des Diolocardes primitifs. Nous trouverons plus loin d'autres arguments en faveur de cette hypothèse.

Ampullaria insularium. — Le bulbe est très fort, globuleux, presque aussi large que long; l'œsophage l'aborde en

(1) Bouvier, *loc. cit.*, p. 211.

(2) B. Haller, *Die Morphologie der Prosobranchier* (Morpholog. Jahrbuch., Bd XVIII, p. 522).

haut comme d'ordinaire, mais dans sa région postérieure, tandis que chez les Diotocardes il débouche en général dans le bulbe, vers le milieu de sa face supérieure. La gaine radulaire est courte, dépasse à peine la face postérieure du bulbe, caractère qui éloigne encore l'Ampullaire des Diotocardes chez lesquels la papille s'étend toujours fort loin en arrière. Les ganglions buccaux ne sont plus allongés sur le connectif cérébro-buccal comme dans la plupart des Diotocardes, mais nettement délimités et rappellent les ganglions buccaux des Pulmonés. Là s'arrêtent les ressemblances avec ces derniers; l'intérieur du bulbe, les deux puissantes mâchoires, la radule et surtout l'appareil de soutien sont d'un Mollusque primitif.

Sur la face externe du bulbe, vers le tiers postérieur, on aperçoit de chaque côté une lame cartilagineuse, plus large en haut qu'en bas (*li*, fig. 39, Pl V), de laquelle se détachent en avant et en arrière des muscles superficiels. La lame se continue au-dessous du bulbe en s'amincissant pour ne plus former qu'un sillon étroit duquel se détachent toujours les muscles superficiels, mais au fond duquel on n'aperçoit plus de substance cartilagineuse.

Si l'on pratique des coupes verticales, parallèles au plan médian et allant de l'extérieur à l'intérieur, on observe successivement les figures 36, 37, *l*. La première nous présente deux cartilages (*ls* et *li*). Sur *ls* repose comme d'ordinaire l'épithélium sub-radulaire et la membrane élastique dont la surface libre dans la cavité buccale est fortement cutinisée. En avant de *li* s'observe un gros paquet de fibres transversales (*mlis*, allant s'insérer sur le cartilage symétrique gauche. En arrière de *li* se détachent des muscles puissants dont les uns (*mlils*) vont d'un cartilage à l'autre, tandis que les paquets postérieurs (*mlile*), qui naissent plus bas sur *li*, se portent sur la membrane élastique.

A une très faible distance à droite de la ligne médiane, le cartilage *ls* a disparu (fig. 37, *l*), ce qui indique que celui-ci est placé sur le bord supéro-externe de *li*. Des coupes suc-

cessives intermédiaires entre celles, représentées par les figures 36 et 37, montrent que la partie postérieure du cartilage *li* abandonne peu à peu la surface du bulbe, et qu'à mesure que la pointe postérieure de ce cartilage se relève, apparaît en dessous et en regard un nouveau cartilage (*p*) complètement indépendant du précédent et duquel se détache, dans un plan vertical, un puissant paquet musculaire (*tsm*, fig. 37) dont les fibres s'étalent sur la ligne médiane, en partie sur la lame élastique étalée dans la cavité buccale, en partie sur la face inférieure du fourreau radulaire.

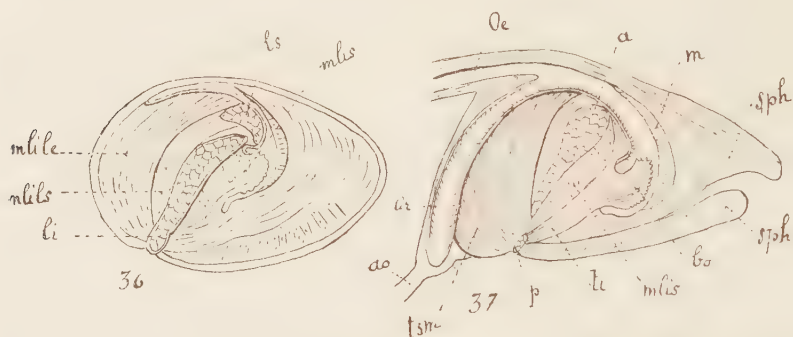


Fig. 36, 37. — Coupes longitudinales et verticales faites dans le bulbe d'*Ampullaria insularium*. Figure 36, à une faible distance de la face droite. — Figure 37, très près du plan médian. — *ao*, aorte; *Gr*, gaine radulaire; *m*, mâchoire; *sph*, sphincter buccal.

Cette série de coupes a donc mis en évidence trois cartilages: le latéral supérieur, le postérieur et un cartilage que je considère comme formé par la soudure des deux cartilages *a* et *li*. En effet, il suffit de comparer la figure 38, *t*, de l'Ampullaire à la figure 34, *t*, de Cyprée, pour se convaincre que la branche externe (*li*) est l'homologue du cartilage en forme de faucille de Cyprée, tandis que la branche interne représente le cartilage antérieur.

En comparant ces deux dernières coupes à la figure 20, *t*, de Patelle, on trouve les mêmes muscles intercartilagineux marqués des mêmes lettres. Il y a une différence toutefois: tandis que, dans Patelle, il existe trois couches de fibres

musculaires transversales, dans Cyprée et Ampullaire on n'en trouve plus que deux. Cela tient à ce que les cartilages latéraux, dans le mouvement de rotation qu'ils ont dû effectuer de bas en haut, l'inférieur étant venu se souder au cartilage antérieur, les muscles *malsi* ont disparu.

Il est facile de rattacher l'Ampullaire aux Parmophore, Haliotide, etc. Il suffit d'admettre que dans ces dernières formes la crête *li* s'est développée de manière à atteindre la surface du bulbe.

La puissance des muscles *mlii* est en rapport avec le développement exagéré des cartilages latéraux inférieurs.

Il importe de faire remarquer déjà au sujet de l'Ampullaire, que les cartilages sont fortement relevés, presque ver-

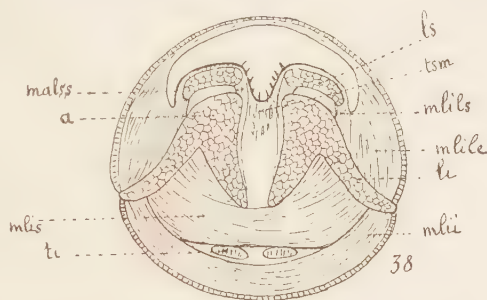


Fig. 38. — Coupe transversale de la partie antérieure du bulbe d'*Ampullaria insularium* passant par les trois cartilages *a*, *li*, *ls*.

ticaux, tandis que dans les Diotocardes, ils sont toujours horizontaux ou très peu inclinés. Sans doute, cette orientation des cartilages de l'Ampullaire n'est pas permanente, elle indique seulement une position extrême dans les mouvements qu'ils peuvent exécuter dans la cavité buccale. Nous retrouvons cette position accentuée encore chez Cyclophore, Triton et surtout chez les Pulmonés, où il arrive parfois que la région correspondant aux cartilages postérieurs se trouve en avant, tandis que la pointe de la langue est rejetée en arrière. On peut juger alors des erreurs que l'on commettrait en étudiant la structure du bulbe par la seule méthode des coupes, surtout si l'on ne pratiquait que des séries transversales.

De cette différence de position des cartilages, nous pouvons conclure que la pointe de la langue ne présente pas

partout le même degré de mobilité. Chez les Diotocardes les mouvements doivent se rapprocher sensiblement des mouvements d'un piston dans son corps de pompe, tandis que chez l'Ampullaire, etc., la pointe de la langue doit exécuter un mouvement de rotation autour des cartilages postérieurs.

Cette différence dans les mouvements des cartilages est toujours liée intimement à la forme du bulbe et à la manière dont l'œsophage se rattache à ce dernier.

Chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe en général, le bulbe est allongé et l'œsophage l'aborde par sa face supérieure, plus ou moins loin de la face postérieure, quelquefois même au cinquième de sa longueur à partir de l'orifice buccal. Dans tous les cas il existe en arrière de l'orifice de l'œsophage un prolongement du bulbe qui s'étend sous l'œsophage et dont la totalité de la longueur est occupée par les cartilages. Les mouvements de rotation autour de la région postérieure de ceux-ci sont par suite impossibles.

Au contraire chez les Ampullaires et surtout chez les Pulmonés, le bulbe est globuleux et la portion de celui-ci qui s'étend au-dessous de l'œsophage est toujours excessivement réduite.

Si nous comparons les appareils cartilagineux de Cyprée et d'Ampullaire, nous trouvons une ressemblance presque absolue. Cependant les Cyprées sont déjà pourvues d'une trompe, et après ce qui a été dit plus haut, nous aurions dû trouver une réduction de l'appareil de soutien; mais si nous remarquons que la trompe de ces animaux est très courte et large, nous comprendrons que le bulbe a pu s'engager dans son intérieur sans subir de déformation. D'autre part, l'ensemble des caractères anatomiques déjà connus et ceux que j'indiquerai dans la suite permettent de considérer les Cyprées comme s'étant détachées de bonne heure du groupe des Diotocardes. Ces considérations expliquent la ressemblance que présente leur bulbe avec celui des Mollusques primitifs.

Le matériel que j'ai eu à ma disposition ne m'a pas permis

de suivre les modifications graduelles éprouvées par l'appareil cartilagineux dans le groupe des Rostrifères. Cependant les quelques genres que j'ai disséqués et les renseignements que j'ai trouvés dans les travaux de mes devanciers me paraissent suffisants pour montrer que c'est dans ce groupe que s'achèvent la fusion des cartilages *a*, *p*, *li* et l'atrophie de *ls*.

Dans le *Cyclostoma elegans*, Garnault (1) a décrit trois paires de cartilages. Le cartilage postérieur (*p*) est encore indépendant et placé en arrière de *a*; le cartilage *ls* occupe la même position que dans l'Ampullaire, au-dessous de la membrane élastique à laquelle il est intimement uni; le troisième cartilage représente évidemment *a* et *li* soudés.

Dans la Paludine vivipare, j'ai encore trouvé le cartilage latéral supérieur soudé à la membrane élastique, mais fort réduit: quant à *lp*, il n'était plus distinct, mais soudé à la partie postérieure de *a*.

Chez la Bithynie, la disposition est la même que dans Paludine, avec cette différence qu'on ne trouve plus trace de *ls*; les muscles qui s'inséraient sur ce cartilage s'insèrent maintenant directement sur la membrane élastique.

Quelques mots suffisent maintenant pour résumer les modifications éprouvées par les cartilages depuis les Diolocardes primitifs jusqu'aux Rostrifères inclusivement. Le latéral supérieur *ls*, après être passé sur la face supérieure de *a*, s'est peu à peu soudé à la membrane élastique. Cette soudure a eu pour conséquence la disparition des muscles *malss*, *malssm*, *malssi*, *mlsle* et *pls*. La disparition de *ls* n'a rien changé dans la distribution des autres muscles: ceux qui s'inséraient sur ce cartilage, quand il était soudé à la membrane élastique, s'insèrent maintenant directement sur celle-ci.

Le latéral inférieur, après s'être rapproché de *a*, s'est soudé à ce dernier et la soudure a rendu inutiles les muscles *mlils*, *mlis*, *mlii* et *pli*, qui ont disparu à leur tour.

(1) Garnault, *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans* (Arch. Soc. linn. Bordeaux, 1887, p. 16).

Le cartilage postérieur (*p*) est celui qui a persisté le plus longtemps; sa fusion avec *a* a entraîné la disparition du muscle *mpa*.

L'appareil se trouve ainsi réduit à deux pièces symétriques résultant de la fusion des cartilages *a*, *p*, *li* et réunies par les muscles transversaux *ma*.

Pulmonés. — C'est cet état qui se présente chez les Pulmonés avec une mobilité encore plus grande de la pointe de la langue.

Sur des animaux tués par immersion dans l'eau, la langue peut occuper des positions très diverses, dont les limites extrêmes nous sont fournies par les Hélix et les Arions. Chez ces derniers (fig. 40, Pl. V), le bulbe est en général dévaginé et présente, en avant, la langue dont l'extrémité est relevée de manière à former un fer à cheval, entre les bords duquel existe une dépression également tapissée par la radule, de sorte que cette langue a exactement la forme d'une cuillère. En arrière on aperçoit l'orifice œsophagien (*o*), et plus en arrière encore la mâchoire (*m*). Chez Hélix, au contraire, le cas le plus ordinaire qui se présente est celui où l'extrémité de la langue est appliquée sur l'orifice œsophagien (fig. 41, Pl. V). Entre ces deux cas extrêmes on peut rencontrer toutes les positions intermédiaires.

La plaque cartilagineuse montre toujours deux parties distinctes : l'une postérieure, plus ou moins inclinée d'arrière en avant; l'autre antérieure, plus ou moins relevée et recourbée d'avant en arrière. Cette dernière ne sert d'attache à aucun muscle, tandis que la partie postérieure, deux fois plus longue que l'autre, plus épaisse également, surtout sur son bord externe, donne seule insertion aux muscles. Le maximum d'épaississement est situé à la limite des deux régions; là le cartilage présente une saillie (*li*, fig. 42, Pl. V) de laquelle se détache le muscle *fch*.

Mollusques à trompe. — Il est facile de prévoir les transformations qui vont se produire dans les pièces de soutien, chez les animaux à trompe longue et étroite. Le passage à

la filière dont il a été question, va les rapprocher et les allonger ; mais l'effet ne sera pas le même sur les deux extrémités de l'appareil de soutien. En avant, les cartilages sont déjà dégagés des muscles latéraux, et il n'existe plus entre eux que la mince couche *ma*, qui va opposer une résistance très faible au rapprochement ; la soudure pourra se produire sans difficulté, et une fois produite, si la cause continue, les bords latéraux des cartilages vont se relever de bas en haut de manière à former une gouttière à concavité supérieure dans laquelle s'engage la radule. En arrière, au contraire, les cartilages comprennent entre eux la gaine radulaire et les muscles qui, issus des cartilages, se rendent à cette dernière et forment avec elle une sorte de bouchon qui s'oppose au rapprochement et à la fusion ; aussi cette partie postérieure reste-t-elle libre de toute conrescence.

Les cartilages de Buccin (fig. 43, Pl. V) nous montrent un état déjà avancé dans les transformations éprouvées par les cartilages composés. En avant ils sont fusionnés, sur un quart de leur longueur, leurs bords sont relevés et les muscles *ma* font défaut dans cette région.

Cette simplification croissante de l'appareil de soutien n'a pas affaibli la solidité de l'ensemble ; au contraire, la fusion des cartilages, en reportant sur une pièce unique les insertions multiples des muscles qui se rendent à la membrane élastique, a fourni à ces insertions un point d'appui plus solide.

Une autre conséquence de la fusion des cartilages a été de dégager de plus en plus la pointe de la langue, de lui donner plus d'indépendance dans ses mouvements, de sorte que la formation de la trompe n'a pas seulement permis à l'animal de projeter sa radule en avant pour saisir sa proie, mais encore de permettre à cet organe préhenseur d'exécuter des mouvements de latéralité plus étendus.

Historique. — Je ne connais aucun travail ayant pour but l'étude comparative des cartilages, au point de vue morpho-

logique. L'historique se réduit donc à l'analyse d'un nombre plus ou moins grand de monographies dans lesquelles le bulbe a été décrit en général assez brièvement.

Dans les travaux de Cuvier on trouve que Lister considère les cartilages comme une trachée; Cuvier les décrit comme une plaque cartilagineuse et élastique, parfois osseuse, mais il ne dit rien de la composition de cette plaque et peu de chose sur les muscles auxquels elle sert d'insertion.

Il faut arriver à Semper (1) (1857) pour avoir quelques détails sur cette « plaque de soutien » qu'il décrit comme formée par trois muscles; deux symétriques latéraux constituant les deux pièces principales de la plaque, réunis en avant par un muscle horizontal impair qui occupe la partie inférieure moyenne et postérieure de la langue.

En 1877, Geddes (2) signale trois paires de cartilages dans Patelle et les désigne sous les noms de cartilages buccaux antérieurs, postérieurs et latéraux. Il se contente de dire que ces cartilages sont réunis entre eux par des muscles, toutefois les figures qu'il donne montrent deux couches de fibres transversales réunissant en dessous les cartilages antérieurs et comprenant entre elles deux bandes musculaires longitudinales allant des cartilages postérieurs à la membrane élastique.

Gibson (3) ne fait que confirmer la description de Geddes.

La découverte de Geddes ayant attiré l'attention des naturalistes sur la pluralité des cartilages, plusieurs auteurs la retrouvent chez divers Prosobranches inférieurs.

C'est ainsi que Wegmann en signale deux paires chez l'Haliotide : les antérieurs et les postérieurs, les premiers réunis entre eux par des muscles transversaux et aux postérieurs par des muscles longitudinaux.

Malgré ces observations, Boutan ne signale encore que deux cartilages légèrement piriformes dans la Fissurelle. Il

(1) Semper, *loc. cit.*, p. 48.

(2) Geddes, *loc. cit.*, p. 486.

(3) Gibson, *loc. cit.*, p. 608.

est vrai que dans ce Diotocarde le cartilage postérieur est réduit et déjà soudé en partie au cartilage antérieur.

Par contre, Garnault (1) en décrit trois paires dans le *Cyclostoma elegans* : une paire située en avant dans un plan supérieur (cartilage supérieur), une deuxième située en arrière dans un plan inférieur (cartilage inférieur), et une troisième adhérent à la membrane élastique. Ces trois cartilages correspondent évidemment aux cartilages *a*, *p*, *ls*.

Plus récemment, Bergh (2) a signalé deux paires de cartilages (antérieure et postérieure) dans *Titiscania limarina*, *Neritella pulligera*, *Nerita peloronta*. Au sujet de cette dernière l'auteur dit : « Chaque cartilage se compose de deux parties : une antérieure plus grande, une postérieure plus petite : ils sont réunis entre eux, mais on peut les séparer facilement. La paire antérieure présente un bord inférieur tranchant, un bord supérieur arrondi ; une bosse saillante se montre sur le tiers antérieur et sert à l'insertion des muscles. » Cette bosse n'est autre chose que le cartilage latéral inférieur soudé au cartilage antérieur.

Dans tous les autres travaux, il est question de deux cartilages réunis inférieurement par des fibres musculaires transversales.

B. MUSCLES ALLANT DES CARTILAGES A LA MEMBRANE ÉLASTIQUE OU MUSCLES TENSEURS. — a. *Mollusques dépourvus de trompe*. — Quel que soit le nombre des cartilages, une ou plusieurs paires, ils sont toujours parfaitement symétriques par rapport à un plan sagittal ; il en est encore de même des muscles qui partent des cartilages et se rendent à la membrane élastique. Celle-ci, dans sa région antérieure, présente toujours une partie supérieure étalée sur les cartilages et une partie inférieure réfléchi d'avant en arrière et placée sous l'extrémité antérieure des cartilages. A l'exception de deux points symétriquement placés, son pour-

(1) Garnault, *loc. cit.*, p. 16.

(2) Bergh, *Die Titiscanien* (*Separat-Abdruck aus Morphol. Jahrbuch.*, Bd XVI, 1890, p. 17).

tour reçoit les insertions des muscles qui la rattachent aux pièces d'appui et que je désigne sous le nom général de *muscles tenseurs*. Ces deux points correspondent aux cartilages *li* ou à leurs homologues les saillies *li*. De celles-ci (fig. 27, 38, 42), se détachent les muscles *fch* qui se dirigent en avant, en passant sous la membrane élastique, et qui divisent ainsi les tenseurs en deux groupes : les *tenseurs supérieurs* et les *tenseurs inférieurs*, qui passent les premiers au-dessus, les seconds au-dessous de *fch*.

Les tenseurs supérieurs se divisent à leur tour en deux groupes assez distincts, d'après leur insertion sur la membrane élastique. Les faisceaux les plus internes (tenseurs supérieurs médians) atteignent la membrane élastique dans sa région médiane non étalée, qui fait encore partie de la gaine radulaire, mais ils se prolongent très loin en avant, tout en conservant leur position médiane. Vers le sommet de la langue leurs fibres se confondent avec celles du tenseur inférieur. Les faisceaux les plus externes (tenseurs supérieurs latéraux) se fixent sur le pourtour de la région étalée de la membrane élastique, de chaque côté des précédents, jusque dans le voisinage de la saillie *li*.

Les tenseurs inférieurs naissent dans la région postérieure de l'appareil de soutien, toujours du côté interne, passent sous les muscles (*ma*) qui réunissent transversalement les cartilages antérieurs et se terminent sur la partie réfléchie de la lame élastique.

Lorsque l'appareil de soutien est pourvu de cartilages postérieurs, c'est toujours de ceux-ci que naissent les tenseurs supérieurs médians et les tenseurs inférieurs ; quant aux latéraux, ils prennent leur origine, en partie sur le cartilage postérieur, en partie sur les cartilages qui le précèdent.

Quelle que soit la forme des cartilages, qu'ils soient allongés ou courts, couchés horizontalement ou pliés, nous retrouvons les mêmes muscles avec la même constance dans leur insertion — sauf toutefois les cas où le bulbe présente

une atrophie générale de ses parties (Cônes, *Terebra*, *Solarium*, etc.).

Patelle. — La langue de Patelle (fig. 44, Pl. V) se présente sous la forme d'une masse ovoïde, dont la face supérieure se divise en deux parties bien distinctes : l'une est un fer à cheval musculaire à concavité antérieure (*le*), interrompu en arrière pour le passage de la gaine radulaire. Le fer à cheval est formé par les tenseurs supérieurs médians et latéraux (*tsm*, *tsl*) ; l'autre partie, comprise dans les branches du fer à cheval, est recouverte par la lame élastique, qui, à son tour, est recouverte par la radule, mais seulement sur la ligne médiane.

Examinée par sa face inférieure, la langue nous montre l'extrémité réfléchie de la lame élastique (*le*, fig. 27, Pl. IV) et les tenseurs inférieurs (*ti*). Ces derniers naissent du bord interne des cartilages postérieurs, se dirigent en avant, passent entre la deuxième et la troisième couche de fibres transversales et se fixent sur la membrane élastique du côté qui fait face aux cartilages. Les tenseurs supérieurs médians (*tsm*, fig. 27) prennent naissance sur le bord interne du cartilage *p* et se dirigent en avant, de l'extérieur à l'intérieur, passent sous la gaine radulaire (*gr*) et sur les muscles transverses (*ma*) ; leurs fibres, après s'être réunies sur la ligne médiane, se fixent sur la membrane élastique, dans la région qui supporte la radule. La coupe transversale (fig. 20, *t*), passant dans la région antérieure de la langue, nous montre les muscles *tsm* dans la gouttière formée par les cartilages antérieurs. Cette distribution des fibres du tenseur supérieur médian présente une constance absolue dans tous les types que j'ai étudiés ; ce sont elles qui maintiennent la membrane élastique appliquée dans la gouttière ménagée entre les cartilages.

Les tenseurs latéraux sont très puissants dans Patelle et naissent des quatre paires de cartilages. Dans la région antérieure, ils forment deux couches superposées ayant chacune son insertion sur un cartilage latéral. La couche

interne (*mlsle*, fig. 20, *t*) a son origine sur le cartilage latéral supérieur, et la couche externe, plus forte (*mlile*), se détache du cartilage latéral inférieur. En arrière de cette région, les fibres musculaires de même direction que les précédentes s'insèrent sur le cartilage antérieur, et plus en arrière encore, elles prennent leur origine sur le bord externe du cartilage postérieur, où elles se trouvent en contact, sans ligne de démarcation, avec les fibres du tenseur supérieur médian.

La figure 26, Pl. IV, qui représente les cartilages vus de la face supérieure avec tous les tenseurs, nous indique que ces différents muscles forment un faisceau compact, dans lequel on ne peut établir de subdivision qu'en tenant compte de l'insertion sur les cartilages. On peut comparer cette ligne d'insertion à un J dans la boucle duquel se trouve placé le cartilage postérieur et dont la branche s'appuie sur les faces externes des autres cartilages.

Chiton. — La figure 30, Pl. IV, montre la face inférieure du bulbe dégagée de ses muscles superficiels et la lame élastique relevée. De l'extrémité antérieure du cartilage *p* se dégagent, de chaque côté, une paire de tenseurs (*ti*); puis en arrière et du côté interne, les tenseurs supérieurs médians (*tsm*), qui se portent sur la face inférieure de la gaine radulaire (*gr*); les fibres qui naissent dans le voisinage de *ti* vont très loin en avant sur la partie étalée de la membrane élastique, elles passent au-dessus des cartilages et viennent se terminer en *m*, dans le voisinage de l'insertion des muscles *ti*. Les fibres postérieures se rendent sur la portion non étalée de la lame élastique, c'est-à-dire sur la partie de celle-ci qui est encore comprise dans la gaine. Il est à remarquer que ces dernières passent librement d'un cartilage à l'autre, sans se fixer sur la gaine, formant ainsi des angles aigus, à sommets antérieurs; ce qui nous indique que les fibres du tenseur supérieur médian appartiennent à des fibres primitivement transversales.

Les tenseurs supérieurs latéraux naissent de la face supérieure du cartilage *p*. Sur la figure 30, Pl. IV, on n'aperçoit que les faisceaux les plus externes de ce muscle. Le cartilage antérieur, peu consistant, ne donne pas de muscle à la membrane élastique, de sorte qu'il existe une solution de continuité dans la branche du J, entre les tenseurs supérieurs latéraux qui naissent sur *p* et ceux (*mlile*, fig. 22, *t*) qui naissent sur le cartilage latéral inférieur.

Nerite et Navicelle. — Chez ces Diotocardes, les cartilages latéraux supérieurs sont venus se placer au-dessus des cartilages antérieurs (fig. 31, Pl. IV) et servent maintenant de cadre à la membrane élastique. Le muscle *pils* (fig. 27) de Patelle qui était visible de la face inférieure a suivi le mouvement du cartilage pour venir occuper la face supérieure. Les fibres les plus externes de ce muscle s'insèrent directement sur le cartilage *ls*; mais les plus internes se perdent dans les fibres du muscle *mlile*. Le bord externe de *ls* sert donc d'insertion à deux groupes de muscles très distincts : les uns longitudinaux (*pils*), les autres transversaux (*mlile*); on aperçoit très bien ces derniers quand on dissocie les fibres de *pils*. Le bord convexe du cartilage *ls* est rattaché à la membrane élastique par les muscles *mlsle* (fig. 26, *t*), et au cartilage antérieur par les faisceaux *mlils*. Plus en arrière, dans la région comprise entre *ls* et *p*, les muscles *mlils* ont disparu; on trouve toujours les faisceaux *mlile* et les fibres longitudinales issues de *p*, mais l'insertion de celles-ci se fait directement sur la membrane élastique, à l'extérieur de l'insertion de *mlile*.

En résumé, le tenseur supérieur latéral se compose : en avant, d'une couche de fibres transversales (*mlsle*, *mlile*, fig. 26, *t*), et en arrière, de deux couches musculaires : l'une, interne, formée par les fibres transversales *mlile*, l'autre, externe, constituée par les fibres longitudinales issues du cartilage postérieur.

Il est à remarquer que la couche interne n'est pas formée de fibres rigoureusement transversales, mais plutôt de fibres

obliques dirigées d'arrière en avant, en allant de bas en haut, du cartilage à la membrane élastique. Cette couche va en diminuant d'épaisseur d'avant en arrière, tandis que l'externe va en augmentant dans la même direction.

Les derniers faisceaux de la couche externe, ceux qui sont le plus rapprochés de la ligne médiane, abordent la lame élastique au niveau de la gaine, mais ils se continuent en avant dans la région étalée, où ils occupent la ligne médiane comme dans Patelle. Ces faisceaux constituent le tenseur supérieur médian.

Le tenseur inférieur (*ti*, fig. 32, Pl. IV) s'insère, comme toujours, sur le bord interne du cartilage postérieur, il s'engage sous les muscles *ma* et se termine sur la lame élastique au même endroit que les fibres du tenseur *tsm*.

Fissurelle, Parmophore, Turbo, Troque. — Les cartilages latéraux supérieurs sont très réduits et fixés à la membrane élastique, ce qui entraîne la disparition des muscles *mlsle*. Les faisceaux *mlle* présentent moins d'importance et montrent une direction plus oblique d'arrière en avant. Les deux couches musculaires longitudinale et transversale tendent par suite à se confondre en une seule dont les fibres suivent le plus court chemin pour se rendre à la membrane élastique (fig. 35, Pl. IV). Cette dernière figure a été obtenue en coupant la lame élastique de chaque côté de la radule, en rabattant d'avant en arrière la partie coupée et en rejetant à droite et à gauche les parties latérales. Les tenseurs inférieurs (*ti*) sont seuls bien distincts, ils naissent comme d'ordinaire sur le bord interne de *p*. Les fibres de *tsm* s'insèrent en arrière des précédents et s'engagent sous la région radulaire qu'elles suivent fort loin en avant, tandis que celles de *tls* se terminent sur les bords de la lame élastique. Il résulte de là que cette dernière présente, de chaque côté de la radule, une région (*nm'*) dépourvue d'insertions musculaires. Le tenseur latéral supérieur se compose toujours des faisceaux issus du cartilage postérieur et du cartilage composé (*a*, *li*), mais la distinction de ces

faisceaux n'est possible qu'à leur origine sur les pièces de soutien.

Cyprée et Ampullaire. — On peut considérer leur appareil cartilagineux comme dérivant de celui d'un Diotocarde primitif qui aurait subi les modifications suivantes : d'abord un mouvement de rotation autour du cartilage *p*, de manière à amener la pointe de la langue dans un plan plus élevé; ensuite un développement exagéré du cartilage *li*, qui aurait atteint ainsi la surface libre du bulbe (fig. 39, Pl. V); enfin une réduction du cartilage postérieur.

Ces modifications ont eu pour conséquence de reporter sur le cartilage *li* une grande partie des fibres qui se rendent à la membrane élastique. Les coupes transversales (fig. 34 et 38, *t*) nous montrent, en effet, l'importance prise par ces muscles. Nous trouvons, comme ailleurs, les faisceaux du tenseur supérieur médian (*tsm*) fixés à différents niveaux sur la face inférieure de la membrane élastique, et entre les deux couches de fibres transversales qui réunissent les cartilages *li*, on observe les deux tenseurs inférieurs (*ti*).

Les coupes longitudinales (fig. 36 et 37, *t*), faites parallèlement au plan médian du bulbe, nous renseignent sur l'origine des tenseurs supérieur et inférieur. Le premier (*tsm*), toujours très gros par rapport à l'autre, envoie la plus grande partie de ses fibres sur la gaine radulaire, les antérieures seules pénètrent dans la région étalée de la radule. Le tenseur *ti* présente une disposition un peu particulière : du côté des cartilages, ses fibres ont une direction rectiligne et se rendent directement à la membrane élastique, mais du côté opposé, elles décrivent des boucles à convexité antérieure, avant de se rendre à cette membrane. L'ensemble des boucles forme, en avant et au-dessous de la langue, une bosse (*bo*, fig. 37, *t*) dont la surface présente de nombreux replis.

Pulmonés. — Chez les Pulmonés les différentes parties constitutives du bulbe présentent la plus grande uniformité :

aussi je décrirai seulement les muscles tenseurs de l'*Helix pomatia*. J'ai choisi cette espèce parce qu'il est facile de se la procurer et aussi parce qu'elle a été déjà l'objet de nombreuses recherches.

La figure 42, Pl. V, reproduit la plaque de soutien, vue de sa face inférieure, avec les attaches des différents tenseurs. On remarque que l'insertion ne se fait que sur les deux tiers postérieurs de l'ensemble; le tiers antérieur, mince, ne donne pas de muscles. De chaque côté, la ligne d'insertion reproduit bien la lettre J comme chez les Diotocardes; la branche fournit les tenseurs latéraux (*tl*), qui s'étendent du muscle *fch* ou de la saillie *li* jusqu'à la région postérieure; là se détache le tenseur supérieur médian (*tsm*); quant au tenseur inférieur (*ti*), il prend naissance en avant du précédent, sur la face interne de la partie postérieure du cartilage.

La figure 45, Pl. V, représente la lame élastique étalée dans tous les sens et la partie postérieure de la plaque de soutien avec ses insertions musculaires, la portion antérieure des cartilages ayant été enlevée, par une section transversale passant un peu en avant des tenseurs latéraux supérieurs.

Les tenseurs latéraux (*tl*) se terminent sur le pourtour de la région étalée de la lame élastique. Les différents faisceaux qui les constituent vont en augmentant de longueur d'avant en arrière et leur direction varie avec leur position; en avant, ils sont dirigés de bas en haut, de l'extérieur à l'intérieur, presque transversalement, tandis qu'en arrière ils sont bien encore dirigés de bas en haut, mais d'arrière en avant, longitudinalement.

Les tenseurs supérieurs médians (*tsm*) ne sont pas complètement indépendants des précédents, cependant ils sont faciles à distinguer par le relief qu'ils présentent et par la distribution de leurs fibres. Ils convergent vers la ligne médiane et se réunissent en un faisceau unique qui atteint la face inférieure de la gaine radulaire (fig. 41, Pl. V); mais leurs fibres ne se terminent pas toutes brusquement en ce

point: les plus antérieures se continuent sous la région étalée de la lame élastique, jusque dans le voisinage du sommet de la langue, où la figure 45 montre leurs terminaisons en *(tsm)* dans le voisinage de celles des tenseurs inférieurs *(ti)*. Dans leur course en avant, elles tapissent toujours la face inférieure médiane de la lame élastique; leur tension contribue à relever la pointe des cartilages et à donner à l'ensemble de la langue la forme d'une cuiller.

Le tenseur inférieur *(ti)* se présente sous la forme d'une mince bandelette, plus large en avant qu'en arrière, qui passe sous les cartilages, avec une direction oblique, de l'intérieur à l'extérieur, et dont les fibres viennent s'étaler sur la face inférieure de la lame élastique, dans l'espace laissé entre les muscles *(fch)* et *(tsm)*.

b. *Mollusques à trompe*. — Chez les Mollusques à trompe, on retrouve les mêmes muscles tenseurs avec des modifications légères qu'il est facile de prévoir.

A mesure que le bulbe et les cartilages s'allongent aux dépens de leur largeur, les muscles tenseurs s'allongent également; mais les latéraux qui supportent plus directement la pression tendent de plus en plus à disparaître. C'est ainsi que chez les Fasciولaires, que l'on peut considérer comme les animaux chez lesquels l'étirement du bulbe présente son maximum, les faces latérales des cartilages sont vues, sur presque toute leur longueur, par transparence des minces tissus qui les recouvrent.

La disparition des faisceaux latéraux *(mlile)* semble devoir rendre discontinue l'insertion musculaire que présente la lame élastique. Il n'en est rien cependant, car les tenseurs supérieurs, au fur et à mesure qu'ils se rapprochent de la région antérieure, détachent latéralement des faisceaux musculaires qui se fixent sur la partie étalée de la membrane élastique et remplacent les muscles *(mlile)* disparus.

Mais la surface d'insertion devenant de plus en plus réduite en arrière, par suite du rétrécissement du cartilage, tandis qu'en avant, les mêmes muscles doivent s'insé-

rer sur une surface de plus en plus considérable, il se produira forcément dans les muscles primitivement compacts des divisions d'autant plus nombreuses que la surface d'insertion deviendra plus grande.

Dans le *Murex brandaris*, le bulbe et les cartilages sont relativement courts et larges; aussi l'ensemble des tenseurs présente-t-il encore les caractères des Mollusques dépourvus de trompe. Les tenseurs supérieurs latéraux (*tsl*), fig. 46, Pl. VI se détachent des cartilages sur les deux tiers postérieurs de leur longueur, et se rendent à la membrane élastique. Le tenseur supérieur médian (*tsm*) distribue ses fibres, comme d'ordinaire, sur la gaine radulaire et son prolongement, mais les tenseurs inférieurs se composent chacun à l'origine d'un faisceau unique (*ti*), qui ne tarde pas à se diviser, pour s'insérer sur la partie réfléchie de la lame élastique, en deux points bien distincts.

Chez le Buccin, les différents tenseurs s'insèrent tous à la partie postérieure des cartilages, les faces externes ne donnant pas de muscles à la membrane élastique. Les tenseurs supérieurs (fig. 47, Pl. VI) comprennent trois faisceaux, dont les fibres se confondent en arrière, mais qui deviennent de plus en plus séparées en avant. Le plus interne (*tsm*) se porte sur la face inférieure de la gaine radulaire (*gr*), à peu près au milieu de sa longueur; ses fibres se dirigent en avant, mais elles s'arrêtent au point où le deuxième faisceau (*tsm'*) aborde la gaine à son tour. Ce dernier envoie la plupart de ses fibres dans la région étalée de la lame élastique, mais seulement, sur la ligne médiane, sous la partie recouverte par la radule. On peut considérer ce faisceau (*tsm'*) comme la partie antérieure du tenseur supérieur médian dédoublé. Le troisième faisceau (*tsl*) se porte directement sur le pourtour de la région étalée de la membrane élastique; ses fibres sont rectilignes et sensiblement parallèles jusqu'au voisinage de cette membrane, mais les plus externes prennent une direction oblique de l'intérieur à l'extérieur pour s'insérer sur ses bords externes.

La membrane élastique, après avoir atteint le sommet de la langue, se replie d'avant en arrière, sous la face inférieure de l'appareil de soutien, qu'elle recouvre sur une longueur d'un centimètre (fig. 48, Pl. VI). A l'extrémité de cette partie repliée, s'insèrent de chaque côté trois tenseurs inférieurs (*ti*), bien séparés en avant, mais qui se rapprochent de plus en plus en arrière, pour se confondre en un faisceau unique qui prend naissance sur la face inférieure du cartilage.

c. Muscle protracteur ou fléchisseur des cartilages. — Je désigne ainsi un muscle qui s'insère de chaque côté sur les supports cartilagineux, et dont le rôle probable est de tirer les cartilages en avant et de haut en bas.

Dans la Patelle il prend naissance sur le cartilage latéral inférieur (*fch*, fig. 27, Pl. IV).

Chez les formes où le cartilage latéral inférieur est représenté par la saillie (*li*), c'est toujours sur la face inférieure de celle-ci qu'il prend naissance. L'insertion n'est jamais visible de la face supérieure (fig. 35, 37, Pl. V). Pour l'apercevoir, il faut examiner le bulbe par sa face inférieure; on remarque alors qu'elle est située en avant de l'insertion des tenseurs latéraux (fig. 35, 38, 42, 45). Il se dirige obliquement, d'arrière en avant, de haut en bas, et de l'intérieur à l'extérieur, atteint ainsi, après un court trajet, les parois de la cavité buccale, avec lesquelles il se confond; cependant on peut suivre facilement ses fibres jusque dans le voisinage de l'orifice buccal. Dans les animaux pourvus de mâchoires paires, ses fibres constituent en partie le support charnu qui supporte les pièces dures. Dans sa marche en avant, il passe toujours au-dessous de la partie supérieure de la lame élastique et au-dessus de la partie inférieure réfléchi de cette membrane (*fch*, fig. 45, Pl. V). Il est toujours situé en arrière du tenseur inférieur et sert ainsi de limite entre les tenseurs latéraux supérieurs et les tenseurs inférieurs, et comme ses fibres sont en contact avec celles du tenseur supérieur latéral en arrière, et très rapprochées de celles du

tenseur inférieur en avant, il en résulte que tout mouvement de glissement de la membrane élastique sur le support cartilagineux est impossible.

Le fléchisseur des cartilages termine en avant les muscles qui prennent naissance sur la plaque de soutien et son insertion divise celle-ci en deux parties (fig. 42, Pl. V. : l'une postérieure qui fournit les muscles tenseurs, l'autre antérieure qui en est toujours dépourvue.

Dans la Patelle, la région antérieure libre est très réduite (fig. 27, Pl. IV); elle est déjà plus étendue chez Haliotide, Parmophore, etc., chez lesquels le cartilage *li* s'est soudé au cartilage *(a)*, après avoir subi un déplacement d'avant en arrière (fig. 35, 36, 38, etc.); mais c'est chez les Pulmonés qu'elle présente son maximum de développement : ici elle représente en effet à peu près le tiers de la longueur totale des cartilages. Son épaisseur va en diminuant d'arrière en avant, où elle se termine par un bord coupant, ce qui explique qu'au sommet de la langue les dents de la radule changent brusquement de direction, et fait supposer en même temps que, dans la préhension des aliments, une seule rangée de dents entre en fonction.

Le déplacement en arrière, du cartilage *li*, a donc eu pour conséquences : un déplacement dans le même sens du muscle *(fch)* et un accroissement de la partie antérieure libre de la langue, et par suite une mobilité plus grande de l'extrémité de celle-ci. En effet, chez les Diotocardes, les deux portions de la langue sont situées en ligne droite, dans le prolongement l'une de l'autre, et l'extrémité de cet organe ne peut guère exécuter que des mouvements d'ensemble comparables à ceux d'un piston dans son corps de pompe. Chez les Pulmonés, au contraire, les deux parties de la langue ne sont plus placées en ligne droite, la région antérieure est relevée autour d'une ligne horizontale passant par les insertions des muscles *(fch)*, ce qui donne à la langue l'aspect d'une cuiller; mais celle-ci, sous l'influence des tenseurs, peut modifier son rayon de courbure, c'est-à-dire s'ouvrir ou

se fermer plus ou moins, et alors exécuter deux sortes de mouvements : d'abord des mouvements d'ensemble comparables encore à ceux d'un piston, et en outre des mouvements de rotation de sa pointe qui ont pour but d'amener celle-ci à l'entrée de l'œsophage (fig. 41, Pl. V).

Ces modifications sont en parfaite harmonie avec la position de l'orifice œsophagien dans le bulbe. Chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe, cet orifice est situé, loin en avant sur le bulbe, au-dessus de la pointe de la langue, couchée horizontalement, tandis que chez les Pulmonés l'orifice est situé en arrière du bulbe, au niveau de la partie postérieure de la langue (Oe, fig. 41, Pl. V).

C. PAROIS DU BULBE. — Le bulbe étant formé par une invagination des téguments céphaliques, on doit s'attendre à retrouver dans ses parois les deux couches de muscles qu'on rencontre dans la tête, mais disposées en sens inverse ; c'est-à-dire à l'extérieur des fibres musculaires longitudinales et à l'intérieur des fibres circulaires.

La distinction de ces deux couches, ou des parties qui reviennent à chacune d'elles, n'est pas toujours facile, car l'état primitif a été profondément modifié, par un accroissement inégal des différentes régions du bulbe, par le développement de la langue et des mâchoires, par la formation de la gaine radulaire, et par les rapports du bulbe avec l'œsophage, les canaux excréteurs des glandes salivaires, les poches buccales et œsophagiennes.

C'est par ses faces supérieure et supéro-postérieure que le bulbe se trouve en relation avec les organes cités ci-dessus ; c'est aussi pour ces faces qu'on éprouve de la difficulté à reconnaître ce qui revient aux deux couches musculaires : là on n'observe qu'un enchevêtrement de fibres dirigées un peu en tous sens.

Les faces latérales ne sont en relation avec aucun organe extérieur, mais elles n'ont pas conservé sur toute leur longueur leurs dimensions primitives. En général, le bulbe est plus haut en arrière qu'en avant : il en résulte que les fibres

longitudinales des faces latérales, qui sont contiguës en avant, ont dû éprouver des tiraillements en arrière, se séparer les unes des autres pour former des paquets isolés, laissant à découvert une partie des muscles du deuxième plan.

La face inférieure est celle qui a subi le moins de transformations ; elle n'est en relation qu'avec l'aorte, et sa largeur est, à peu de chose près, la même en arrière qu'en avant ; aussi les deux plans de muscles sont toujours facilement reconnaissables sur cette face.

1° *Muscles longitudinaux de la face inférieure.* — La figure 49, Pl. VI) représente un bulbe d'Haliotide relevé de manière à ramener en haut sa face inférieure. Il est divisé en deux parties symétriques par un sillon longitudinal, dont les bords ont été écartés sur le dessin pour montrer les parties sous-jacentes.

Chaque moitié est divisée extérieurement en deux parties inégales par une ligne blanche (*p*) qui correspond au bord antérieur du cartilage postérieur. De cette ligne se détache en avant, du côté de la bouche, des fibres longitudinales que l'on peut diviser en trois faisceaux : un interne, un moyen et un externe. Le premier prend naissance sur le bord interne du cartilage (*p*), se dirige en avant, de haut en bas, et s'engage sous la partie réfléchie de la lame élastique (*de*), où il se termine. On a reconnu dans ce muscle le tenseur inférieur (*ti*) ; il est en contact avec les muscles placés au-dessus, mais il ne montre avec eux aucune adhérence.

Le deuxième faisceau (*mo*) se présente sous la forme d'une lame rectangulaire fixée en arrière sur le cartilage (*p*) et rattachée en avant aux parois qui forment la bouche. Les fibres qui le constituent sont serrées les unes contre les autres et ne se laissent pas séparer facilement des parties sous-jacentes. Dans le voisinage de la bouche, quelques fibres se détachent du plan horizontal commun et passent sur les ganglions labiaux et la commissure labiale.

Le faisceau externe (*me*) prend naissance sur le bord

externe de (*p*), se dirige en avant parallèlement aux précédents et passe sur la commissure labiale — c'est-à-dire sous cette commissure si le bulbe était ramené dans sa position naturelle, — tandis que les fibres du faisceau moyen passent en général au-dessus. Ce faisceau est complètement indépendant des parties sous-jacentes; il en est de plus en plus éloigné à mesure qu'il se rapproche de l'orifice buccal. Si on enlève ce faisceau, on remarque qu'au-dessous il n'existe plus de fibres longitudinales, mais seulement des fibres transversales. On peut donc le considérer comme appartenant primitivement à des fibres longitudinales collées aux muscles transversaux, ou encore comme un muscle primitivement intrinsèque qui s'est peu à peu détaché du bulbe pour constituer un muscle extrinsèque. J'ai examiné un certain nombre de bulbes d'*Haliotide* et j'ai pu constater que les largeurs relatives des muscles (*mo*) et (*me*) sont variables; tantôt le muscle (*mo*) s'accroît aux dépens de (*me*), tantôt c'est l'inverse. Quelquefois il m'est arrivé de trouver des paquets de fibres du muscle (*mo*) détachés du plan sous-jacent dès l'origine, pour constituer ainsi des muscles extrinsèques.

Ce qui précède nous renseigne sur l'origine des muscles extrinsèques du bulbe et sur le peu de constance qu'ils présentent, même dans une seule espèce. On ne saurait leur attribuer une importance capitale dans les mouvements de la radule, comme le font certains auteurs. Que ces muscles soient intrinsèques ou extrinsèques, il est évident qu'ils agissent de la même manière, et ils ne méritent d'attirer notre attention que par leur ensemble.

En arrière de la ligne blanche (*p*), on trouve le muscle (*mp*), qu'il ne faut pas confondre avec les faisceaux sous-jacents (*sm*), dont la direction est indiquée en pointillé. Il forme une mince couche, dont les fibres contournées en fer à cheval s'insèrent par leurs deux extrémités sur les cartilages (*p*) et passent dans l'espace laissé entre la gaine radulaire (*lr*) et l'œsophage. Celles qui naissent le plus près de la

ligne médiane passent le plus près de la gaine radulaire et quelques-unes se continuent sur celle-ci; celles qui naissent sur le bord externe de (*p*), passent le plus près de l'œsophage; quelques-unes se continuent également sur cette partie du tube digestif, tandis que d'autres se réfléchissent sur la face supérieure du bulbe.

Les différents muscles que nous venons d'étudier appartiennent tous à la couche superficielle formée de fibres longitudi-

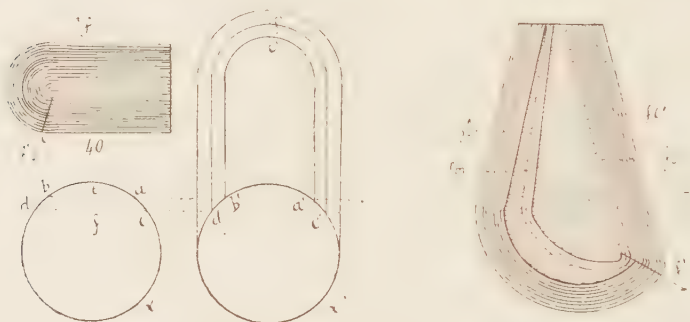


Fig. 39, 40, 41. — Figures schématiques. — 39 α , cercle selon lequel l'invagination doit se produire pour donner le bulbe; *ab*, *cd*, deux fibres situées dans ce cercle. — Fig. 39 α' , montrant la position occupée par ces deux fibres après l'invagination. — Fig. 40. Forme primitive du bulbe, montrant l'apparition du cartilage en *c*. — Fig. 41. Aspect du bulbe après le développement de la langue; *fl*, fibres longitudinales de la face supérieure; *f'l*, fibres de la face inférieure; *f'm*, faisceau médian détaché des fibres supérieures; *ft*, fibres transverses.

nales. Ceci est évident pour les faisceaux antérieurs (*li*, *mo*, *me*) qui ont conservé leur direction primitive, et sous lesquels on ne trouve, comme on le verra plus loin, que des muscles circulaires; mais l'évidence n'apparaît pas tout de suite pour les muscles (*mp*) qui ont une direction transversale et qui reposent sur des muscles, à direction oblique sur la face inférieure et à direction longitudinale sur la face supéro-postérieure du bulbe.

Pour expliquer cette anomalie apparente, c'est-à-dire comment des muscles longitudinaux peuvent se présenter avec une direction transversale, il suffit de se reporter au

développement du bulbe. Supposons que l'invagination se produise selon un cercle, sur la surface duquel passent les fibres longitudinales (1, 2, etc., fig. 39 α). Soient ab et cd les portions de ces fibres qui correspondent à des cordes du cercle, (e et f) les milieux de ces cordes; après l'invagination, nous aurons la figure (39 α') et chaque fibre sera devenue un fer à cheval. C'est aussi ce que nous présente la face inférieure du bulbe de l'Haliotide, avec cette différence que les branches du fer à cheval ont été interrompues par les cartilages (p).

Dans l'Ampullaire, les cartilages ne sont pas placés horizontalement, mais fortement inclinés de bas en haut et d'arrière en avant. La gaine radulaire présente la même direction et forme un angle presque droit avec la direction de l'œsophage (fig. 39, Pl. V). Si on examine le bulbe par sa face postérieure ou par sa face inférieure, on n'aperçoit que l'extrémité de la gaine radulaire, car la plus grande partie de sa longueur est cachée par les muscles (mp , fig. 54, Pl. VII). Ceux-ci forment trois couches, disposées chacune en fer à cheval, à concavité antérieure. La première (mp) se compose de fibres qui s'insèrent sur le sillon cartilagineux (li), se dirigent en arrière, passent sur la gaine radulaire et vont s'insérer de l'autre côté sur le sillon symétrique (li). Les fibres qui naissent le plus près de la ligne médiane forment des boucles qui sont couchées presque horizontalement; celles qui naissent sur le bord externe du sillon forment des boucles beaucoup plus grandes dont le plan est incliné d'avant en arrière et de bas en haut. Le sillon cartilagineux se continue sur la face externe du bulbe (fig. 39, Pl. V) et donne également des fibres (mp) dont les dernières, qui naissent le plus haut, passent immédiatement au-dessous de l'œsophage. Ici, comme dans l'Haliotide, il ne faut pas confondre cette couche musculaire avec le tenseur supérieur dont la direction est indiquée en pointillé (fig. 39).

La couche ($m'p'$, fig. 54, Pl. VII) prend naissance sur le bord interne du sillon (li); elle est placée horizontalement,

et forme en arrière de la gaine radulaire un bourrelet fortement en relief sur les fibres (*mp*).

La troisième couche (*m''p''*) passe également en arrière de la gaine radulaire, mais ses fibres n'ont aucune relation avec le sillon (*li*) ; elles se continuent en avant et viennent se terminer de chaque côté de la ligne médiane, au-dessous du bulbe. Elles sont plus rapprochées de cette ligne médiane que ne le montre la figure, sur laquelle elles ont été écartées pour montrer les parties sous-jacentes.

En avant du sillon se détache une couche de fibres longitudinales (*mo*) qui vient se terminer à l'extérieur des faisceaux (*m'' p''*), de telle sorte que son insertion antérieure forme une ligne continue avec celle de (*m'' p''*).

On retrouve donc sur la face inférieure du bulbe de l'Ampullaire, la couche de fibres longitudinales presque tout entière adhérente au bulbe. Les fibres internes (*m'' p''*) ont conservé l'état qu'elles ont pris immédiatement après l'invagination du bulbe, tandis que les fibres (*mo*) ont été séparées en deux parties par le développement du cartilage (*li*).

Chez l'*Helix* et les Pulmonés en général, il existe, sur la face inférieure du bulbe et dans la région médiane, de minces fibres longitudinales correspondant aux muscles (*m''p''*), mais ces fibres se perdent sur la face inférieure de la papille, au lieu de la contourner, ce qui tient sans doute à ce que la papille est plus rapprochée de l'œsophage que dans l'Ampullaire. Nous n'avons pas trouvé ces fibres médianes (*m'' p''*) dans l'*Haliotide*, où la gaine radulaire est couchée horizontalement au-dessous de l'œsophage : peut-être doit-on voir leur homologue dans un muscle grêle (*pai*, fig. 49, Pl. V) qui se détache de la face inférieure de la papille, se dirige en avant, en occupant la ligne médiane jusqu'au niveau du cartilage (*p*) où il se divise en deux branches qui viennent se fixer sur la face réfléchie de la lame élastique.

En avant du sillon (*li*) se détachent, chez les Pulmonés, de petits paquets musculaires qui viennent s'insérer à des niveaux différents, dans le voisinage du point où la face

antérieure du bulbe se continue avec les téguments. Les plus profonds restent encore adhérents au bulbe sur toute leur longueur, tandis que les plus superficiels se dirigent obliquement d'arrière en avant et de haut en bas et viennent se fixer plus ou moins loin en arrière de la bouche. On peut grouper tous ces paquets musculaires en deux couches, l'une extrinsèque, l'autre intrinsèque. Dans tous les cas, on remarque qu'aux points où la couche extrinsèque est bien développée, la couche intrinsèque est réduite d'autant; ce qui nous renseigne sur l'origine des muscles extrinsèques, au moins en ce qui concerne la face inférieure.

Du sillon (*li*, fig. 50, Pl. VI), se détachent, en arrière, des fibres musculaires, dont les plus internes vont d'un côté à l'autre du bulbe en passant en avant de la papille; celles qui naissent plus à l'extérieur, et qui ont une même direction que les précédentes, rencontrent la gaine radulaire et se continuent sur la surface de cet organe; enfin, celles qui prennent naissance sur le bord externe du sillon passent au-dessus de la papille, mais ne se portent pas toutes d'un sillon à l'autre: quelques-unes se continuent sur l'œsophage, tandis que d'autres, plus importantes, se réfléchissent sur la face supérieure du bulbe.

2° *Muscles longitudinaux des faces latérales.* — La forme du bulbe est en rapport avec celle de la langue; lorsque cette dernière est cylindrique et couchée horizontalement (Diotocardes, Mollusques à trompe), le bulbe a sensiblement la même épaisseur en arrière qu'en avant. Chez les Ampullaires et les Pulmonés (*Helix*, *Arion*, *Limax*), la langue présente à l'état de repos une direction oblique de bas en haut et d'arrière en avant; aussi le bulbe est-il plus haut dans sa région postérieure que dans le voisinage de la bouche. Chez les *Helix*, les relations de hauteur aux deux extrémités sont sensiblement dans le rapport de un à deux (fig. 50). Il est évident que ces différences ne sont pas primitives, mais qu'elles ont dû s'accuser peu à peu à mesure que la langue prenait de plus en plus d'importance. On peut se rendre compte, par

les figures schématiques suivantes, des changements de direction qu'ont dû subir les fibres longitudinales des faces latérales pendant le développement de la langue.

La (fig. 40, *l*) nous montre le bulbe à son début, avec ses fibres longitudinales et parallèles. Le cartilage apparaît en (*c*) et fixe les fibres dans cette région; la langue s'accroît de bas en haut dans le sens de la flèche (*f*) et refoule la face inférieure du bulbe de haut en bas dans le sens de la flèche *f'*. Le bulbe prend alors la forme reproduite par la fig. 41, *l*, qui nous montre maintenant les fibres longitudinales divisées en deux couches, laissant voir entre elles le plan de fibres circulaires. La couche supérieure a sensiblement conservé sa forme et sa direction primitives, mais la couche inférieure s'est coudée en forme de V et quelques fibres médianes (*fm*) se sont détachées du plan supérieur.

Sans doute, on ne trouve nulle part une disposition aussi simple que celle de la (fig. 41), car le développement des mâchoires et de la papille, les relations que contractent le bulbe avec l'œsophage et les canaux excréteurs des glandes salivaires ont nécessairement pour conséquences des modifications de l'état qui nous est offert par cette figure. Cependant, si on la compare aux figures (39, Pl. V, et 50, Pl. VI), qui représentent les faces latérales des bulbes de l'Ampullaire et de l'*Helix*, on reconnaît que l'aspect général est à peu près le même.

Du sillon (*li*) se détachent en arrière les fibres que nous connaissons déjà en partie. Celles qui naissent le plus haut (*f/s*, fig. 50) atteignent la région du ganglion buccal, qu'elles recouvrent complètement, mais qui reste néanmoins visible de l'extérieur sans dissection, à travers cette couche musculaire transparente. De ce point, les fibres prennent deux directions différentes: les unes (*foe*) se continuent d'avant en arrière sur la partie antérieure de l'œsophage; les autres se rétrécissent, au contraire, d'arrière en avant sur le bulbe et se divisent en deux parties distinctes; les unes (*fbs*) continuent la courbe qu'elles dessinent dès leur origine et gagnent ainsi

la face supérieure du bulbe; les autres (*fbli*) se coudent brusquement d'arrière en avant et se dirigent horizontalement vers l'orifice buccal, en formant d'abord un faisceau bien distinct, assez gros, mais qui ne tarde pas à se diviser à son tour en deux bandelettes, l'une supérieure (*fbls*), l'autre inférieure (*fbli*). A son origine, le faisceau (*fbli*), qu'on rencontre chez l'Ampullaire, *Helix*, *Arion*, *Limax* et probablement chez beaucoup, d'autres Mollusques, passe toujours sur le connectif cérébro-buccal, autour duquel il se coude, et grâce auquel il reste maintenu à un niveau plus élevé que celui qu'il devrait occuper sans ce connectif. Si on considère l'insertion latérale de ce muscle en avant, on comprend comment il a dû se détacher en arrière du faisceau supérieur (*fbbs*) et modifier la figure schématique (41). Il est à remarquer aussi que dans sa portion antérieure il présente peu d'adhérence avec les tissus sous-jacents et peut être considéré comme muscle extrinsèque. *

Du sillon (*li*) se détachent en avant les fibres extrinsèques (*fer*) et les fibres intrinsèques (*fin*), les premières signalées déjà dans l'étude de la face inférieure. Les fibres (*fin*) se dirigent d'arrière en avant et de bas en haut; celles qui occupent la région supérieure du faisceau se portent sur les bords latéraux d'une saillie transversale (*m*) qui correspond à la mâchoire, tandis que celles qui occupent un niveau inférieur passent au-dessous de cette saillie et viennent se perdre sur les faces latérales de la bouche.

En résumé, les fibres longitudinales des faces latérales du bulbe nous présentent le même caractère que celles de la face inférieure, c'est-à-dire une division en fibres extrinsèques (*fer*, *fbbs* et *fbli*) et en fibres intrinsèques (*fin*, *fbbs*), avec cette différence, toutefois, que l'accroissement en hauteur de la région postérieure du bulbe a entraîné des déviations dans la direction primitive des fibres et des écartements de celles-ci, qui permettent de voir dans un plan plus profond les fibres circulaires du bulbe (*fci*).

3° *Fibres circulaires*. — Si le bulbe avait conservé partout sa

forme cylindrique primitive, on trouverait sous les fibres longitudinales parallèles entre elles des fibres circulaires rigoureusement transversales et perpendiculaires aux précédentes.

Chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe, le bulbe s'écarte peu de la forme cylindrique; c'est là aussi que les fibres circulaires ont éprouvé le moins de déviation. Chez les autres Mollusques à bulbe globuleux, renflé en arrière, il existe encore une région antérieure qui a pris une faible part aux dilatations de l'ensemble et dans laquelle nous devons nous attendre à trouver les fibres des deux plans se croisant perpendiculairement. Dans la seconde partie du bulbe, la dilatation n'a pas été uniforme : la face inférieure n'est guère plus large en arrière qu'en avant, tandis que les faces latérales sont beaucoup plus hautes dans la région postérieure que du côté de la bouche; de plus, la face inférieure est toujours plus longue que la face supérieure. Toutes ces inégalités de croissance ont dû contribuer à transformer des fibres primitivement transversales en fibres obliques.

Dans l'Haliotide (fig. 49, Pl. VI) et chez tous les Mollusques, il existe, en arrière de l'orifice buccal et au-dessous des fibres longitudinales, un faisceau de fibres circulaires formant sphincter autour de la bouche. Quand les mâchoires existent, les fibres postérieures du sphincter prennent une direction oblique d'avant en arrière et de bas en haut, comme si leur région supérieure avait été entraînée par un allongement des mâchoires d'avant en arrière (*sph*, fig. 39 et 49).

En arrière du sphincter, la face inférieure montre dans l'Haliotide des fibres transversales (*ma*, fig. 49, Pl. VI); elles sont visibles sur la ligne médiane, quand on écarte les faisceaux longitudinaux situés de chaque côté du plan de symétrie, se prolongent sous ces derniers et viennent s'insérer sur le cartilage selon une ligne (*li*) qui correspond, comme on l'a vu précédemment, au cartilage latéral inférieur soudé au cartilage antérieur. En avant, ces fibres transver-

sales ne sont pas en contact avec les fibres longitudinales (*ti* et *mo*), ce qui tient à ce que, même chez les Diotocardes, la pointe de la langue est toujours un peu relevée. Il résulte de ce fait qu'entre ces fibres antérieures et les postérieures du sphincter buccal, il s'est produit une solution de continuité, une sorte de boutonnière à travers laquelle fait hernie l'extrémité réfléchie de la lame élastique (*le*, fig. 49). Ces muscles transversaux ne sont autre chose que ceux qui ont été désignés dans les chapitres précédents par les lettres (*ma*, *mli*).

On remarquera que, sur cette face inférieure et dans la région située au-dessous des cartilages, toutes les fibres circulaires sont employées à produire les faisceaux qui réunissent inférieurement les pièces de soutien.

Lorsque la plaque de soutien se soulève, la ligne (*li*) suit ce mouvement et vient occuper, comme on l'a vu, la face latérale du bulbe (1), entraînant avec elle les extrémités des fibres transverses (*ma*), ce qui contribue à donner à ces dernières la forme d'un fer à cheval, très apparent chez l'Ampullaire (fig. 34, Pl. VI), où les cartilages (*li*), bien visibles sur les faces latérales, s'étendent sur la moitié de la hauteur du bulbe (fig. 39, Pl. V). Chez *Helix*, le fer à cheval a beaucoup moins d'importance, ce qui tient sans doute à ce que la partie antérieure libre de la langue s'est accrue au détriment de la partie postérieure, qui donne seule insertion aux muscles. Chez *Helix* et Ampullaire, on n'observe plus la boutonnière à travers laquelle fait hernie, comme chez l'Haliotide et les Diotocardes en général, l'extrémité réfléchie de la lame élastique. Les fibres transversales sont continues jusqu'à la ligne d'insertion *li*, ce qui peut s'expliquer également par une réduction de la couche (*ma*) qui réunit inférieurement les cartilages.

Du cartilage latéral inférieur (*li*, fig. 34, 36, 49) se détachent de bas en haut les faisceaux (*mli*, *le*) du tenseur supé-

(1) Il ne faut pas confondre cette ligne d'insertion (*li*) de l'Ampullaire avec la ligne (*p*) de l'Haliotide.

rieur latéral, qui se rendent en grande partie à la membrane élastique avec une direction oblique d'arrière en avant, d'autant plus accusée qu'on se rapproche de la région postérieure du bulbe, où les derniers faisceaux ont une direction presque longitudinale. Tous ces muscles ne se rendent pas à la membrane élastique; les fibres les plus superficielles se continuent plus haut et contribuent à la formation du plafond de la cavité buccale (*fr*, fig. 50). Je considère les faisceaux du tenseur supérieur latéral et les fibres (*fr*) comme dérivant de la couche primitivement circulaire. En effet, elles sont situées sous les fibres longitudinales, précédemment décrites, et constituent intérieurement l'enveloppe musculaire du bulbe; elles prolongent latéralement les fibres (*ma*) qui sont nettement transversales; quant à leur direction oblique, elle est la conséquence du développement de la langue qui a refoulé la région postérieure du bulbe en sens inverse de son allongement, c'est-à-dire de haut en bas et d'avant en arrière, de manière à donner à la face inférieure du bulbe une étendue plus grande qu'à la face supérieure.

Il nous reste à dire quelques mots de l'origine probable des fibres du tenseur supérieur médian (*tsm*, fig. 41, 45, 49, etc.). Ils prennent naissance sur la face postérieure de la plaque de soutien et du côté interne, se dirigent en avant sous la gaine radulaire, où ils se réunissent en un faisceau unique qui envoie ses fibres sous la lame élastique jusqu'au sommet de la langue. Sur presque toute sa longueur, ce muscle a une direction longitudinale et il paraît difficile de voir son origine dans les fibres transversales.

Cependant nous remarquons que ces muscles sont situés dans le prolongement des faisceaux (*tl*, fig. 45, Pl. V), qu'ils ont sensiblement la même direction que les fibres postérieures de (*tl*). La (figure 49, Pl. VI) nous montre en outre qu'ils continuent en arrière le plan des muscles (*ma*), c'est-à-dire qu'ils prennent naissance précisément au point où manquent ces derniers. Enfin, ils sont placés sous les mus-

cles (*mp*) qui sont, comme il a été dit plus haut, des fibres longitudinales modifiées.

De plus, si nous observons ces muscles chez *Chiton* (*tsm*, fig. 30, Pl. IV), nous voyons qu'en arrière leur dualité n'est pas encore accusée. Les fibres vont d'un cartilage à l'autre sans interruption, en décrivant un V renversé, ce qui nous indique sûrement qu'elles proviennent de fibres circulaires comprises primitivement entre les cartilages. Si ces dernières n'ont pas conservé leur direction transversale primitive, cela est dû à une croissance ultérieure de la langue en avant, qui les a entraînées dans cette direction. Les fibres qui se trouvaient immédiatement en contact avec la gaine radulaire ont été entraînées le plus loin et ont pris une direction longitudinale; celles qui se trouvaient plus rapprochées de la surface se sont étalées en arrière des précédentes et de plus en plus loin de la pointe de la langue.

Dans l'*Haliotide*, le *Parmophore* et l'*Ampullaire* (fig. 31, 35, 49), la partie postérieure de ce muscle nous montre encore des fibres en V renversé réunissant transversalement les deux cartilages.

Les V renversés ne s'observent qu'en arrière, sur des fibres qui ne touchent pas la substance de la membrane élastique; en avant il n'est plus possible de mettre en évidence la réunion transversale des deux branches, ce qui tient à ce que, au point de contact de la membrane élastique avec la fibre, celle-ci se transforme en une sorte de cuticule semblable à la substance de la membrane élastique et se colorant comme elle par les réactifs.

La face postérieure du bulbe présente d'autres fibres circulaires que celles du tenseur supérieur médian. Chez *Arion*, par exemple (fig. 52, Pl. VI), sous la couche fibreuse (*dy*) qui entoure la papille comme d'un doigt de gant, on remarque de bas en haut, d'abord les fibres obliques (*tsm*) qui se portent sur les faces inférieure et latérale de la papille; mais, à un niveau plus élevé, les fibres passent au-dessus

de celle-ci, vont d'un côté à l'autre du bulbe et forment ainsi, entre la gaine radulaire et l'œsophage, une couche continue, en forme de fer à cheval, dont la concavité est tournée vers le bas.

D. PAPILLE OU GAINE RADULAIRE. SES RAPPORTS AVEC L'AORTE ANTÉRIEURE. — La papille est une évagination produite dans la face postérieure du bulbe, au-dessous de l'œsophage. Ses dimensions sont très variables. Chez les *Nerites*, les *Turbos*, elle est très longue et présente dans sa partie postérieure un certain nombre de circonvolutions. Chez *Patelle*, la moitié postérieure se replie d'arrière en avant, sur la moitié antérieure qu'elle recouvre complètement, de sorte que l'extrémité de la radule se trouve ramenée en contact avec le bulbe (fig. 27, Pl. IV). C'est encore ce que l'on observe chez *Cyclophore* (fig. 55, Pl. VII), mais avec des proportions réduites. Le cas le plus ordinaire est celui où la gaine se présente sans replis et sans circonvolutions, tantôt s'étendant fort loin en arrière (*Chiton*, *Haliotide*, *Buccin*), tantôt, au contraire, dépassant légèrement la face postérieure du bulbe (*Ampullaire*, *Pulmonés*, etc.).

Chez tous les *Diotocardes*, la papille, au moins dans sa région postérieure, est dirigée de droite à gauche, et de bas en haut, ce qui amène sa partie postérieure à passer sur le tube digestif, cette position étant la conséquence de la torsion à gauche de la partie antérieure du corps.

Chez *Chiton*, où les organes ont cependant conservé leur symétrie primitive, la gaine n'est pas rigoureusement placée dans le plan médian, elle présente la même direction que chez les *Diotocardes* et passe sur l'estomac de droite à gauche.

Chez les *Monotocardes* dépourvus de trompe, et qui ont conservé leur longue papille, comme le *Cyclostoma elegans*, celle-ci est également dirigée de bas en haut et de droite à gauche, comme chez les *Diotocardes*.

Par contre, chez les *Monotocardes* à trompe, quelle que soit la longueur de la papille, celle-ci occupe toujours la ligne

médiane et présente une direction rectiligne (Buccin, Fasciolaire, etc.), ce qui tient à ce que l'appareil proboscidien est une formation relativement récente qui a soustrait à la torsion les organes contenus dans son intérieur.

Chez tous les Mollusques, la partie antérieure de la papille est dirigée obliquement de haut en bas et d'avant en arrière, de manière à former un angle aigu avec l'axe de l'œsophage : mais la valeur de cet angle est très variable. Chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe, il est très petit, tandis que chez les Pulmonés et surtout chez l'Ampullaire il se rapproche de l'angle droit.

Chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe, la gaine radulaire est comprise entre les parties postérieures des cartilages, et sa face inférieure est située dans le plan de ceux-ci : mais chez l'Ampullaire et les Pulmonés, l'accroissement du bulbe de haut en bas a ramené la partie postérieure des cartilages bien au-dessous de la papille (fig. 52, Pl. VI. Cet accroissement explique également la variation de l'angle que fait la papille avec l'œsophage.

La musculature de la gaine radulaire peut être schématisée de la manière suivante : deux couches en forme de doigt de gant, laissant entre elles un espace libre plus ou moins considérable, dans lequel passe, en grande partie, le sang qui irrigue le bulbe. En avant, la couche externe s'élargit, abandonne la papille pour passer sur la région postérieure du bulbe qu'elle recouvre complètement. En haut, elle atteint la face inférieure de l'œsophage et recouvre les ganglions buccaux ; latéralement, elle se termine à la ligne cartilagineuse que l'on aperçoit de l'extérieur sans dissection, puis se réfléchit vers le bas, en même temps que cette ligne cartilagineuse qui lui sert toujours de limite ; mais sur la face inférieure et dans le plan médian, la membrane se continue en avant pour se terminer dans la région repliée de la lame élastique.

La couche interne présente, au contraire, une adhérence intime avec l'épithélium qui supporte la membrane élastique, elle se continue en avant, dans la partie étalée de la radule,

où elle sert d'insertion aux différents faisceaux des tenseurs.

Entre ces deux enveloppes protectrices de la radule, il existe toujours des fibres longitudinales, dont les unes se rendent d'une couche à l'autre, tandis que d'autres, plus importantes, prennent naissance en arrière sur l'enveloppe interne et se portent en avant sur des points déterminés du bulbe.

Les travaux de Milne-Edwards sur la Patelle et l'Haliotide ont montré que dans la tête de ces animaux il existe un sinus artériel dans lequel sont plongés le bulbe et la radule.

Boutan (1), dans son travail sur la Fissurelle, parle aussi d'un carrefour sanguin qui « communique avec un vaste sinus antérieur qui entoure le bulbe radulaire et s'étend jusqu'au fourreau de la radule ».

Wegmann (2) a décrit avec beaucoup de détails et d'exactitude les connexions de ce sinus céphalique avec les organes voisins, chez Patelle et Haliotide; il a montré que la membrane externe ne correspond pas, comme le croyait Edwards, à la gaine radulaire, mais que la vraie gaine, celle qui engendre la radule, appartient à la couche interne.

J'ai cherché, dans le groupe des Prosobranches, si ces deux couches avaient leurs homologues, et, dans ce but, j'ai injecté l'aorte antérieure, afin de colorer l'espace laissé entre les deux membranes.

Dans *Nerita plexa* et *Navicella Janelli* (fig. 53, Pl. VI), l'aorte antérieure et l'œsophage forment deux tubes sensiblement parallèles et de sections à peu près égales. L'œsophage, de couleur blanche, occupe le plan médian; l'autre, de couleur grise, est située à gauche. Dans le voisinage du bulbe, les deux tubes se coudent brusquement, et l'aorte passe sur l'œsophage, de gauche à droite et en arrière du coude formé par ce dernier. C'est également dans cette région coudée que l'on rencontre le connectif de la chiasstorie. L'aorte s'engage ensuite dans l'angle formé par le

(1) Boutan, *loc. cit.*, p. 33.

(2) Weymann, *loc. cit.*, p. 292.

tube digestif et la gaine radulaire et s'ouvre dans l'espace annulaire ménagé entre les deux enveloppes de la papille. Mais ici cet espace annulaire ne s'étend pas loin en arrière, la couche interne n'est plus plongée complètement dans une cavité sanguine, car l'injection ne colore plus la papille que sur une longueur de quelques millimètres. Néanmoins, les deux couches existent encore, mais elles se sont soudées sur la plus grande partie de la gaine radulaire. En avant, l'espace annulaire présente les mêmes connexions avec le bulbe que chez l'*Haliotide* et la *Patelle*.

Bela Haller (1) a pris l'aorte pour « une glande impaire, cylindrique dans toute son étendue, très longue, qui s'étend en arrière parallèlement à l'œsophage, jusqu'à l'entrée de celui-ci dans l'estomac. En avant, elle se coude brusquement pour s'ouvrir entre la poche gauche et l'œsophage ». Cette glande n'existe pas dans *Nerita plexa*, et la description qu'en donne l'auteur correspond exactement à l'aorte antérieure. Il est juste d'ajouter que Haller montre quelque hésitation à qualifier ce tube de glande, qu'il considère en tout cas comme une « anomalie morphologique ». Il rappelle que Bergh a décrit chez la *Titiscania limacina* une glande toute pareille par sa position, mais plus courte et plus large. En se reportant au travail de l'auteur danois (2), on trouve que cette « Buccaldrüse » s'ouvre à droite ou à gauche de l'œsophage. Je n'ai pas eu de *Titiscania* à ma disposition, mais, comme l'auteur n'a pas fait l'histologie de cette prétendue glande et qu'il n'a pas étudié davantage le système artériel de l'animal, je pense que ce qu'il a décrit pour une glande n'est autre chose qu'un renflement de l'aorte formé en arrière du bulbe.

Dans le *Cyclophorus volutus*, l'aorte antérieure (ao, fig. 64, Pl. VIII), après être passée de gauche à droite sur l'œsophage, s'engage sous celui-ci et se dirige en avant. A une

(1) Bela Haller, *Studien über Docoglosse und Rhipidoglossen Prosobranchier*, Leipzig, 1894, p. 181.

(2) R. Bergh, *Die Titiscanien Morphol. Jahrbuch.*, Bd XVI, p. 8.

distance du bulbe d'environ 15 millimètres, son diamètre passe brusquement de 1 millimètre à 3 millimètres (fig. 55, Pl. VII), conserve cette largeur sur une longueur d'environ 12 millimètres, puis de nouveau se rétrécit brusquement pour constituer un tube de 2 millimètres de diamètre sur 3 de long, qui se perd dans la face postérieure du bulbe. Si on ouvre l'aorte dans la partie renflée, on constate sans difficulté que la gaine radulaire est logée dans son intérieur ; celle-ci se dirige d'abord d'avant en arrière, puis se replie de bas en haut et d'arrière en avant, pour venir recouvrir sa première moitié. De minces tractus réunissent la gaine à l'aorte ; aussi la matière injectée nous apparaît-elle à ce niveau avec une teinte aussi intense et aussi uniforme qu'en arrière de cette région où la gaine fait défaut. La face supéro-postérieure du bulbe est également colorée par l'injection, ce qui nous indique que cette face n'est séparée de la matière colorante que par une mince membrane, et la dissection nous montre que cette membrane est la continuation des parois de l'aorte.

Chez les Janthines, la gaine radulaire est courte, de forme conique, et visible seulement de la face supérieure du bulbe, quand on a soulevé l'œsophage. Dans l'Ampullaire, sa forme et ses dimensions sont à peu près les mêmes, mais elle est surtout visible de la face inférieure du bulbe (*gr*, fig. 54, Pl. VII).

Dans les deux genres, l'aorte antérieure, après être passée sur l'œsophage de gauche à droite, se replie de droite à gauche, s'engage sous l'œsophage, et, après avoir donné diverses ramifications aux organes de la cavité générale et aux parois du corps, elle atteint le sommet d'une masse conique colorée d'une teinte uniforme. En fendant le cône selon une génératrice, on trouve, dans son intérieur, la gaine radulaire proprement dite, séparée de l'enveloppe externe par la masse injectée. Des faisceaux musculaires très grêles réunissent les deux couches à travers la matière colorante. Ici donc, comme dans le Cyclophore, l'aorte aborde la pa-

pille par sa partie postérieure et la couche interne est baignée de toute part par le liquide sanguin.

Dans la Paludine vivipare (fig. 56, Pl. VII), l'aorte, après avoir traversé les colliers nerveux, se relève et atteint la papille; mais elle l'aborde par sa face inférieure, environ à ses deux tiers antérieurs. En avant de ce point, la papille est bien injectée, mais dans le tiers postérieur, la matière à injection a pénétré faiblement; cependant les deux couches s'y rencontrent encore, mais elles se sont rapprochées, fusionnées en une seule, et le sang n'arrive plus à la partie terminale que par les lacunes ménagées çà et là entre les deux couches.

Chez les Pulmonés (*Helix*, *Arion*, *Limax*), l'aorte s'est encore déplacée d'arrière en avant, sur la face inférieure du bulbe, qu'elle aborde maintenant en dehors de la papille, dans l'espace laissé sur la ligne médiane, entre la région postérieure des cartilages. Tandis qu'en avant elle donne naissance à de véritables vaisseaux, elle s'ouvre largement en arrière au-dessous de la membrane qui recouvre la face postérieure du bulbe et qui se continue sur la papille. Celle-ci est bien injectée dans sa région antérieure, surtout en haut et en bas, mais en arrière la matière pénètre faiblement.

Les animaux que nous venons d'examiner nous ont tous montré l'existence d'une vaste lacune située sous la membrane externe de la papille et dans laquelle vient s'ouvrir directement l'artère qui apporte le sang artériel au bulbe. Les différences principales portent sur la réduction de cette lacune en arrière, par suite de l'union de la membrane avec les parties sous-jacentes, et sur le déplacement du point où l'artère s'ouvre dans la lacune.

Chez Patelle, Nérите, Navicelle, l'aorte aborde la papille par sa face supérieure; chez Haliotide, Cyclophore, Ampullaire, Janthine, la papille est en relation avec l'aorte par son extrémité postérieure, tandis que chez les Pulmonés (*Arion*, *Helix*, *Limax*) l'aorte vient s'ouvrir dans la lacune

en un point où celle-ci peut être considérée comme faisant encore partie du bulbe. Il est bien probable, qu'entre ces cas extrêmes existent tous les intermédiaires; l'un d'eux déjà nous est offert par les Paludines (fig. 56, Pl. VII).

Les deux membranes qui entourent la radule dans sa région postérieure ne sont pas les seules parties protectrices ou motrices de la papille. Il existe entre elles, comme nous l'avons déjà dit, des muscles dont les insertions sont assez variables, aussi bien en avant qu'en arrière.

Dans la Patelle, si on fend la face inférieure de la membrane externe, au niveau de la région postérieure des cartilages, on trouve deux muscles *pai*, *pai'*, fig. 27, Pl. IV, qui flottent librement dans la matière injectée. Ils se dirigent en avant, parallèlement aux muscles tenseurs, passent entre les muscles transverses *mls* et *ml'i* (fig. 20, *t*) et viennent s'insérer sur la partie réfléchie de la membrane élastique, de chaque côté de la ligne médiane, entre les insertions des tenseurs inférieurs (*ti*). En arrière, à une faible distance de la face postérieure du bulbe, ils percent la membrane externe et viennent se fixer sur le plancher de la cavité générale, à une assez grande distance du bulbe. Je désignerai ces muscles sous le nom de papillaires inférieurs, bien qu'ici ils ne présentent pas d'insertion sur la papille. Il est à remarquer qu'à l'endroit où ils traversent la membrane externe, celle-ci se continue sur eux et les entoure assez loin en arrière, leur formant ainsi une gaine dans laquelle pénètre la masse à injection.

Chez Chiton, Haliotide, Parmophore, on retrouve ces muscles, mais complètement situés entre les deux couches de la papille, avec leurs insertions postérieures sur la membrane interne.

Dans le Parmophore (fig. 36, Pl. VI), les deux muscles sont bien distincts sur toute leur longueur. En avant ils s'insèrent entre les tenseurs inférieurs et en arrière sur la face inférieure de la membrane interne.

Dans le Chiton, ils prennent naissance latéralement sur la

papille, et en avant ils s'insèrent à l'extérieur des tenseurs inférieurs.

Chez l'*Haliotide*, nous les retrouvons à la face inférieure de la papille, de laquelle ils se détachent en un faisceau unique qui occupe la ligne médiane jusqu'au niveau des cartilages ; là le faisceau se divise en deux moitiés symétriques qui se portent sur la lame élastique au-dessous des tenseurs inférieurs (fig. 49, Pl. VI).

Chez les Pulmonés (*Helix*, *Arion*, *Limax*), les papillaires inférieurs présentent des différences importantes avec ceux des Diotocardes. En avant ils ne s'insèrent plus sur la partie réfléchie de la lame élastique, qui, comme on l'a vu, n'est plus visible de la face inférieure du bulbe, mais leur insertion se fait sur les cartilages. En arrière, par suite sans doute de la réduction en longueur de la papille, ils s'étendent jusqu'à l'extrémité de celle-ci, où ils s'anastomosent avec les fibres du papillaire supérieur.

Dans l'*Arion rufus*, quand on a enlevé la membrane externe, on aperçoit l'extrémité de la papille encore entourée d'une deuxième couche en forme de doigt de gant (fig. 52, Pl. VI). Sur la ligne médiane, celle-ci ne tarde pas à se diviser en deux parties ; l'une supérieure (*pas*), l'autre inférieure (*pai*). Cette dernière se poursuit en avant tout en restant au-dessous de la papille et au-dessus de la partie inférieure de la membrane externe, qui se réfléchit entre les cartilages (*rf*).

La disposition est la même chez *Helix pomatia*, où les figures 41, 43, Pl. V, nous montrent l'aspect et les insertions de ce muscle (*pai*). Quand on a coupé la membrane élastique dans le voisinage du sommet des cartilages et rabattu cette membrane en arrière, on aperçoit la partie antérieure des muscles (*pai*). Ils naissent sur le bord interne des cartilages, environ au tiers postérieur de ceux-ci, au-dessus des muscles transverses qui réunissent les pièces de soutien (fig. 43, Pl. V). Ils se dirigent en arrière, en se rapprochant de la ligne médiane, où ils ne tardent pas à se fusionner

en un faisceau unique qui atteint la face inférieure de la papille. Dans leur partie antérieure, les muscles laissent entre eux un intervalle en forme de V qui sert à mettre en communication le sang qui circule dans les lacunes de la papille et dans celles du bulbe. La figure 44, Pl. V, montre la course longitudinale de ce muscle.

De la face supérieure de la papille se détachent d'autres muscles qui présentent également une grande constance dans tout le groupe des Mollusques.

Chez l'*Haliotide* (fig. 57, Pl. VII), la face supérieure de la papille présente au-dessous de la membrane externe un muscle papillaire supérieur (*pas*) qui prend son origine environ au tiers postérieur de l'organe. Il se dirige en avant, en conservant sa position sur la ligne médiane; arrivé dans le voisinage de la région étalée de la membrane élastique, il suit les bords de celle-ci. On sait que dans l'intérieur de la papille, la membrane élastique est repliée en gouttière à concavité supérieure; en avant, les bords de la gouttière s'écartent et s'étalent sur les cartilages. Le muscle qui, en arrière, est placé sur les bords relevés de la gouttière, se divise en avant en deux parties symétriques dont chacune reste adhérente au bord correspondant de la gouttière. Ces deux parties forment donc un cadre sur lequel se trouve tendue la membrane élastique, au-dessus des cartilages. Si nous remarquons que c'est également sur le pourtour de la lame élastique étalée que se fixent les tenseurs supérieurs latéraux, on peut dire que ce muscle contribue à renforcer l'insertion de ces derniers.

Toutes les fibres du muscle (*pas*) n'entrent pas dans la composition des deux branches du cadre qui supporte la membrane élastique. Un peu en arrière du point de bifurcation, on voit se détacher, de chaque côté, un mince paquet de fibres qui se dirige de bas en haut, et vient se fixer sur la face inférieure de l'œsophage, au point où celui-ci s'ouvre dans la cavité buccale.

Dans le *Buccin* (fig. 47, Pl. VI), le papillaire supérieur

est puissant. Il s'étend en arrière jusqu'à l'extrémité de la papille, où ses fibres se confondent avec celles d'un muscle extrinsèque qui s'insère à la base de la trompe. En avant il se divise de bonne heure en deux parties symétriques, qui se divisent chacune à leur tour pour fournir les faisceaux à la membrane élastique et à la base de l'œsophage.

Chez les Pulmonés, le papillaire supérieur forme, en arrière, avec les fibres du papillaire inférieur un véritable doigt de gant, qui protège l'extrémité arrondie de la papille (fig. 52, Pl. VI). Les fibres du papillaire supérieur se divisent également en deux parties, mais celles qui se rendent à la base de l'œsophage forment un faisceau relativement puissant, tandis que celles qui se rendent sur le pourtour de la lame élastique sont rudimentaires.

La figure 52 nous montre en outre une bandelette musculaire (*fx*), qui n'a aucun rapport avec les muscles papillaires; elle vient de la face supérieure du bulbe, tapisse intérieurement la membrane externe, à laquelle elle adhère assez fortement, et vient s'insérer en bas sur les cartilages. En avant, ses fibres se continuent dans les faisceaux (*fbs*, *fbt*) (fig. 50, Pl. VI).

La troisième couche que nous rencontrons dans la papille, en allant de l'extérieur à l'intérieur, est la membrane interne. Chez les Mollusques primitifs, les muscles papillaires ne recouvrent qu'en partie les faces supérieure et inférieure de la région antérieure de la papille, de telle sorte qu'en arrière, l'extrémité non musculaire de la papille plonge directement dans le sang. Or nous savons que les odontoblastes, ou cellules génératrices des dents, occupent cette extrémité; d'autre part, les cellules ne sauraient se trouver directement en contact avec le sang: un support leur est nécessaire, et ainsi se conçoit *à priori* l'existence de la membrane interne.

Chez les Pulmonés, il n'en est plus de même: les muscles papillaires forment une couche continue qui entoure comme un doigt de gant l'extrémité de la papille. Il semble alors

que le sang doit traverser la couche musculaire et la membrane interne pour arriver aux odontoblastes ; mais il n'en est rien : le sang s'engage d'avant en arrière, entre les muscles papillaires et la membrane interne, dans un deuxième cercle de lacunes concentrique au premier (fig. 38, pl. VII). On peut mettre à profit cette propriété pour étudier la membrane interne chez ces animaux. En effet, si, sur une papille injectée au bleu soluble, on pratique des coupes transversales et qu'on colore celles-ci par le picro-carmin, la membrane interne, qui prend faiblement la matière colorante, nous apparaît très nette entre l'épithélium bien coloré qu'elle supporte intérieurement et la masse injectée qui la borde extérieurement.

On peut se demander maintenant quelle est la nature de ces deux couches membraneuses.

Pour Milne-Edwards, dans la Patelle et l'Haliotide, le gros sac (membrane externe) dans l'intérieur duquel circule le sang n'est autre chose que la gaine radulaire. Wegmann (1), qui a étudié les mêmes animaux, le considère, au contraire, et avec raison, comme un appendice du sinus céphalique, une sorte de prolongement d'une membrane qui enveloppe le bulbe. Cette membrane existe en effet, non seulement en arrière du bulbe, mais encore en avant, où elle est fixée aux muscles longitudinaux sous-jacents. Si elle faisait partie du bulbe, si elle avait la même origine que lui, elle devrait être constituée par des fibres musculaires longitudinales ; or, si on l'examine au microscope, on voit qu'elle est formée de fibres conjonctives transversales très ténues et fortement serrées les unes contre les autres.

Loisel (2) décrit, dans *Helix pomatia*, sous le nom de muscle papillaire, l'ensemble de la membrane externe et des muscles papillaires et attribue au tout une nature musculaire.

(1) Wegmann, *Notes sur l'organisation de la Patella vulgaire* (Recueil zoologique suisse, IV, 1888, p. 292).

(2) Loisel, *Sur l'appareil musculaire de la radule chez Helix* (Journ. de l'anat. et de la physiol., XXVIII, 1892, p. 570).

Paravicini (1), chez les mêmes animaux, distingue dans la membrane des éléments conjonctifs et des éléments musculaires. Ces derniers, en réalité, n'appartiennent pas à la membrane proprement dite, mais sont les prolongements de quelques fibres longitudinales de la surface du bulbe.

On ne saurait non plus considérer cette membrane comme une dilatation de l'aorte; d'abord parce que sa structure est différente de celle du vaisseau sanguin, et ensuite parce que les différences si variées que présentent ces deux organes dans leurs relations sont peu conformes à cette manière de voir. Je la considère donc, avec Wegmann, comme une membrane conjonctive entourant complètement le bulbe, non seulement chez Patelle et Haliotide, mais dans tout le groupe des Prosobranches et des Pulmonés. Les injections nous ont montré que chez les formes les plus archaïques, l'espace laissé entre cette membrane et les parties sous-jacentes est relativement considérable; mais à mesure qu'on s'élève dans la série des Mollusques, cet espace devient de plus en plus restreint, parce que la membrane tend de plus en plus à se fusionner avec le bulbe.

La membrane interne n'a été signalée jusqu'ici que par Wegmann dans l'Haliotide et la Patelle, mais l'auteur ne dit rien de sa structure. Si on enlève un fragment de cette membrane dans la région postérieure de la gaine radulaire d'une Patelle, on constate qu'elle présente la même structure que la membrane externe, c'est-à-dire qu'elle est formée de fibres conjonctives très grêles, serrées les unes contre les autres.

Chez les Pulmonés, les deux membranes se ressemblent également, mais aux fibres conjonctives se trouvent associées des cellules. Cette membrane (fig. 58, *min*) est tapissée intérieurement par l'épithélium radulaire (*epc*), relation qui

(1) Paravicini, *Ricerche anatomiche ed istologiche sul Bulbo Faringo dell Helix pomatia* (Bollettino Musei zoolog. Università Torino, vol. XI, 1896, p. 34).

aurait dû déjà nous prévenir sur sa nature conjonctive.

Afin de pouvoir comparer la structure du bulbe à celle de la papille, je poursuis la description de celle-ci. Selon une ligne longitudinale et médiane appartenant à la face supérieure, l'épithélium (*epe*, fig. 58) s'invagine pour former un épithélium interne (*epi*). L'épithélium externe présente sur sa face interne, d'abord une mince couche cuticulaire (*msb*), plus épaisse en avant qu'en arrière et qui constitue la membrane subradulaire de Ruckert. Intérieurement existe une deuxième couche cuticulaire (*mb*), la membrane de base des auteurs, dans laquelle sont fixées les dents de la radule. Ces deux cuticules n'ont pas la même origine: la première est sécrétée par les cellules de l'épithélium (*epe*), tandis que la seconde est formée en même temps que les dents par les odontoblastes. L'épithélium interne (*epi*) sécrète sur sa face externe, qui correspond morphologiquement à la face interne de l'épithélium externe, une couche cuticulaire (*cut.ii*) dans laquelle s'enfoncent les pointes des dents de la radule. Sur la face supérieure de la papille, au niveau de l'invagination épithéliale, le tissu conjonctif qui forme la membrane interne et qui recouvre l'épithélium (*epe*) s'invagine à son tour pour tapisser l'épithélium interne; ou plutôt, au point où se produit l'invagination de l'épithélium, le tissu conjonctif multiplie ses éléments et envoie dans le creux formé par l'invagination un prolongement qui constitue l'organe connu sous le nom de bouchon papillaire (*Bp*) et dans lequel on observe des cellules particulières, en général multipolaires. Mais les bords du fer à cheval formé par les épithéliums restent recouverts par les fibres conjonctives transversales (*tr*) qui constituent un obstacle à la pénétration du sang dans l'intérieur du bouchon papillaire.

Nous allons suivre ces diverses formations d'arrière en avant et voir comment elles se raccordent avec le bulbe.

Le bouchon papillaire, l'épithélium interne et la cuticule qui le recouvre extérieurement, s'arrêtent au fond de la cavité buccale (*Bp*, fig. 41, Pl. V). La radule, les cuti-

cules (*mb*, *mbs*), l'épithélium externe (*epe*) et la mince couche de tissu conjonctif s'étalent sur les cartilages. La radule et la membrane de base (*mb*) se terminent à la face inférieure de la langue, c'est-à-dire dans la région qui correspond au frein de la langue des Vertébrés, mais la cuticule (*mbs*), l'épithélium externe et le tissu conjonctif (*min*) se continuent avec les parties semblables qui forment les parois de la cavité buccale.

Extérieurement, la membrane conjonctive externe se continue sur les muscles longitudinaux du bulbe avec lesquels elle adhère en général.

Les muscles du bulbe et de la papille sont donc compris entre des couches semblables et communes aux deux organes ; mais il n'y a pas continuité entre les muscles des deux organes. Dans le bulbe, on peut ramener l'appareil musculaire à deux plans ; l'un superficiel, formé de fibres longitudinales, l'autre profond, formé de fibres circulaires. Dans la papille, on ne rencontre que des fibres longitudinales ; cependant, si l'on observe qu'à la face postérieure du bulbe, c'est-à-dire à l'endroit où se développe la papille, les fibres de premier plan ont sensiblement la même direction que celles du second, on peut admettre que les muscles papillaires renferment des fibres appartenant primitivement aux deux plans.

E. MUSCLES RÉTRACTEURS DU BULBE. — On donne généralement ce nom à des muscles extrinsèques qui s'insèrent en avant sur différents points du bulbe et en arrière sur les parois de la cavité antérieure ou sur les parois de la trompe.

En général, le développement de ces muscles est en rapport avec les déplacements que la tête et le bulbe doivent exécuter. Ils n'ont aucun rôle à jouer dans les mouvements propres de la radule, mais ils servent seulement à diriger les différentes parties du bulbe dans les mouvements de rétraction de l'ensemble.

En tenant compte de la région où ils s'insèrent en avant,

on peut les diviser de la manière suivante : rétracteurs de la membrane élastique, rétracteurs du bulbe proprement dit, et rétracteurs de la papille.

1° *Rétracteurs de la membrane élastique.* — Dans l'*Haliotide* (*rtel*, fig. 49, Pl. VI), ils s'insèrent en avant sur la partie réfléchie de la membrane élastique, entre les muscles papillaires inférieurs; de là ils se dirigent en arrière, en passant sous le bulbe, pour venir se terminer un peu en avant des ganglions pédieux. Wegmann a décrit ces muscles sous le nom de protracteurs internes, parce qu'il leur attribue le rôle de faire glisser la membrane élastique par-dessus les cartilages. Il ajoute que, dans leur course, « ils passent par le trou dans le plancher du sinus sanguin qui donne naissance aux vaisseaux du pied ». Si j'ai bien compris cette phrase, ils viendraient se terminer dans les muscles qui forment le plancher de la cavité antérieure. Or, ils n'atteignent pas ce plancher musculaire; le sinus sanguin dont parle l'auteur est limité par un prolongement de la membrane conjonctive externe qui entoure le bulbe et qui forme une sorte de gaine très lâche aux muscles rétracteurs. Ceux-ci ne vont pas aussi loin vers le bas que le prolongement conjonctif et se terminent dans les parois mêmes de la membrane. C'est quelque chose d'analogue à ce que nous avons vu pour le papillaire inférieur de *Patelle*, avec cette différence que dans *Patelle* le prolongement conjonctif qui entoure le muscle diminue de plus en plus de diamètre, se fixe au muscle et intercepte le passage du sang.

Chez le *Parmophore*, les rétracteurs de la membrane élastiques s'insèrent à l'extérieur des papillaires (*rtel*, fig. 36, Pl. V), leur course en arrière présente les mêmes caractères que dans l'*Haliotide* et ils se terminent un peu en avant des ganglions pédieux, dans l'épaisse couche de tissu conjonctif qui entoure la masse nerveuse.

Dans l'*Ampullaire* (fig. 54, Pl. VII), après avoir abandonné le bulbe, ils traversent les colliers nerveux d'avant en arrière, de chaque côté de l'artère pédieuse, et viennent se terminer

sur le plancher de la cavité antérieure de chaque côté de la ligne médiane.

On les retrouve avec les mêmes caractères dans la Paludine vivipare, où ils se terminent immédiatement en arrière des ganglions pédieux (fig. 56, Pl. VII).

Dans le *Cyclostoma elegans*, les deux muscles sont réunis dans leur partie antérieure en un faisceau unique, et c'est seulement après avoir traversé les colliers nerveux qu'ils se séparent pour s'insérer de chaque côté de la ligne médiane, en arrière des ganglions pédieux. C'est probablement à ces muscles que se rapporte le passage suivant du travail de Garnault (1): « Un troisième faisceau plus grêle que les précédents rétracteurs postérieurs et auquel est accolé une petite artère, se sépare de la radule, au point où elle sort du bulbe, et suit la même direction que les rétracteurs postérieurs avec lesquels on l'aperçoit. »

J'ai également retrouvé ces muscles dans le Buccin (fig. 48, Pl. VI); mais ici, par suite de l'allongement qu'a éprouvé la partie antérieure du corps, leur insertion postérieure ne se fait plus en arrière des ganglions pédieux, mais en avant sur les parois de la trompe.

Ces muscles font défaut chez les Pulmonés (*Arion*, *Helix*, *Limax*), parce que la hernie papillaire manque.

2° *Muscles rétracteurs du bulbe et de la papille*. — Chez les formes primitives, ces muscles sont représentés par un faisceau unique dont les fibres se portent à la fois sur le bulbe et sur la papille. Dans les types plus élevés en organisation, le faisceau se divise en général en quatre autres, symétriques deux à deux, qui se rendent séparément au bulbe et à la papille.

Chez l'Haliotide, il n'existe qu'un seul muscle rétracteur commun du bulbe et de la papille. Il prend naissance sur le bord antérieur du gros muscle columellaire, se dirige d'arrière en avant et de droite à gauche, passe sur la commis-

(1) Garnault, *loc. cit.*, p. 44.

sure qui réunit les ganglions pédieux et se porte à la base du bulbe. Sur tout son parcours, il est entouré d'une couche mince, mais résistante, de tissu conjonctif, qui se continue en avant avec la membrane externe qui entoure la papille et le bulbe. Il ne s'insère pas sur la membrane externe qui entoure la papille, comme on pourrait le croire, mais sur la membrane interne. L'adhérence que présente le muscle avec la membrane externe ne permet pas au sang du sinus papillaire de pénétrer sous celle-ci, le muscle n'est pas baigné directement par le sang ; en cela il diffère du rétracteur de la membrane élastique du même animal. En avant ses fibres s'insèrent : en partie en arrière de l'insertion papillaire

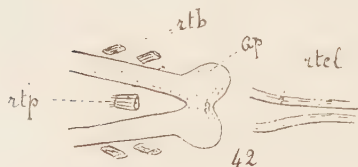


Fig. 42. — Insertion postérieure des différents rétracteurs chez le Parmophore. — *rtb*, rétracteur du bulbe ; *rtp*, rétracteur de la papille ; *rtel*, rétracteur de la membrane élastique ; *Gp*, ganglions pédieux.

des tenseurs supérieurs médians (*tsm*, fig. 49, Pl. VI), en partie aussi sur les cartilages postérieurs.

Au sujet de ce muscle, Wegmann dit : « C'est un cordon musculaire impair qui s'insère à l'extrémité du bulbe, dans l'angle formé par les deux moitiés de la masse buccale, et qui se fixe près de la base du muscle de la coquille. »

Dans le Parmophore, la partie antérieure de ce muscle présente les mêmes relations avec le bulbe que dans l'*Halio-tide* ; mais en arrière, à une faible distance de cet organe, il se divise en trois branches, une médiane, qui vient se fixer sur le plancher de la cavité antérieure, dans l'angle formé par les cordons pédieux (*rtp*, fig. 42, *t*), et deux latérales symétriques qui se divisent à leur tour en deux autres, qui se fixent à l'extérieur des cordons pédieux (*rtb*). Les fibres de la branche interne se distribuent en avant sur la papille, tandis que celles des branches latérales s'insèrent sur les cartilages. Il est à remarquer que les fibres des muscles latéraux ne se mettent pas en rapport avec les muscles du

plancher de la cavité antérieure, mais se terminent dans une épaisse couche de tissu conjonctif qui tapisse le tissu musculaire.

Chez la *Paludine vivipare*, la division du rétracteur commun en rétracteurs papillaires et en rétracteurs du bulbe est complète aussi bien en avant qu'en arrière (fig. 56, Pl. VII). Les rétracteurs papillaires (*rt_p*) prennent toujours naissance en arrière de la commissure pédieuse; ils accompagnent l'artère du bulbe et s'insèrent sur la papille, de chaque côté du point où l'artère aborde cet organe. Les rétracteurs du bulbe (*rt_b*) ont leur origine plus en arrière, assez loin à droite et à gauche de la ligne médiane du corps; ils se dirigent en avant de l'extérieur à l'intérieur, et ne tardent pas à se diviser chacun en deux branches de taille inégale, qui traversent le triangle latéral de Lacaze. A leur sortie, ils prennent une direction rectiligne d'arrière en avant; la grosse branche aborde le bulbe par sa face postérieure, du côté interne d'une ligne blanche qui marque la limite postérieure des cartilages; la petite branche se rapproche de la ligne médiane et se rend à l'origine de l'œsophage.

Chez les Mollusques à trompe, les muscles rétracteurs sont réduits en général, dans leur portion moyenne, à deux faisceaux qui s'appliquent intimement à droite et à gauche contre l'artère du bulbe. En avant leurs fibres se séparent de chaque côté, pour se porter, les unes sur le bulbe, les autres sur la papille, et la séparation est d'autant plus nette que la papille est plus longue. Chez les formes les plus anciennes, l'insertion postérieure se fait toujours en arrière des ganglions pédieux, et les rétracteurs traversent les colliers nerveux; chez les formes les plus récentes, l'insertion postérieure se déplace d'arrière en avant et se présente finalement sur la trompe, en avant des colliers nerveux.

Dans le *Dolium olearium*, le rétracteur commun de chaque côté (*rtc*, fig. 12, Pl. II) prend naissance en arrière du ganglion sous-intestinal. Il se dirige en avant, en se rapprochant de

la ligne médiane, et arrive ainsi en contact avec son congénère, en avant de l'artère antérieure. En ce point se détache de celle-ci l'artère céphalique, que les muscles accompagnent jusqu'au bulbe. La plus grande partie des fibres de chaque muscle se porte directement sur l'extrémité postérieure des cartilages, tandis que du côté interne se détachent de minces filets pour la papille.

Dans *Ranella*, la disposition est encore à peu près la même. Les muscles se détachent du plancher de la cavité antérieure, immédiatement en arrière des ganglions pédieux, traversent les colliers nerveux, accompagnés de l'artère céphalique, qu'ils comprennent entre eux, mais la papille étant plus longue, plus forte que dans *Dolium*, ils se portent directement sur elle et envoient seulement quelques fibres à la face postérieure du bulbe.

Chez *Cassidaria ecchinophora*, les rétracteurs sont également simples dans leur partie moyenne, mais, en arrière, chacun d'eux se divise en deux branches de dimensions inégales : l'une se rend dans les téguments de la base de la trompe, c'est-à-dire en avant des colliers nerveux, l'autre, cinq à six fois plus forte, se continue plus loin en arrière et se termine au-dessus des ganglions pédieux, dans le tissu conjonctif qui entoure ces ganglions. En avant, chaque muscle se divise également en deux branches : l'une pour la papille, l'autre pour la région postérieure du bulbe. Sur toute sa longueur, le muscle est entouré d'une couche conjonctive qui se continue en arrière avec le tissu de même nature qui enveloppe les ganglions pédieux et en avant avec la membrane interne de la papille.

De cette couche conjonctive se détachent des rameaux nombreux qui se rendent aux parois de la trompe, ainsi qu'aux organes contenus dans celle-ci. Si on exerce une traction sur le muscle rétracteur, la partie musculaire se rompt avant la gaine conjonctive, ce qui nous donne une idée de la résistance et de l'élasticité de cette dernière. Elle est formée de fibres grêles qui se colorent faiblement par le

picrocarmin, tandis que les fibres musculaires plus fortes se colorent en rouge intense.

Dans le Buccin, les rétracteurs de la papille et du bulbe sont bien séparés sur toute leur longueur. Ils s'insèrent en arrière sur les parois de la trompe, c'est-à-dire en avant des colliers nerveux. Les rétracteurs du bulbe (*rtb*, fig. 47, Pl. VI) prennent naissance séparément à la base de la trompe et viennent se fixer en avant sur la partie postérieure des cartilages, en arrière des tenseurs supérieurs et inférieurs. Les rétracteurs de la papille sont nombreux, ou plutôt chaque faisceau primitivement simple se divise en plusieurs autres. Il se produit pour ces muscles une subdivision analogue à celle qui a été signalée plus haut au sujet des tenseurs et qui a donné trois paires de tenseurs inférieurs et deux paires de tenseurs supérieurs, au lieu d'une paire pour chaque sorte. Ces rétracteurs papillaires comprennent toujours : un gros faisceau (*rtp*) qui s'insère à l'extrémité même de la papille, qui paraît en être le prolongement, et plusieurs faisceaux latéraux et inférieurs, de nombre variable, qui viennent s'insérer à différents niveaux sur la papille, en arrière du tenseur (*tsm*). (Ces faisceaux ne sont pas représentés sur la figure.)

Chez les Pulmonés, la tête et par suite le bulbe occupent des positions très différentes dans les mouvements de protraction et de rétraction; aussi la puissance des rétracteurs est-elle très variable. Chez tous, la tête étant peu distincte, soudée au pied sur presque toute sa longueur, les déplacements des deux organes présentent une certaine simultanéité, et toutes choses égales d'ailleurs, plus le pied est fort, plus les rétracteurs sont puissants. Chez les Pulmonés terrestres pourvus d'une coquille bien développée, le pied étant beaucoup plus fort que chez les espèces aquatiques également pourvues de coquille, les rétracteurs sont plus grêles chez ces dernières que chez les formes terrestres. Parmi celles-ci, les muscles présentent leur maximum de développement si, à l'état de rétraction, l'animal peut rentrer complètement dans sa coquille (*Helix*, *Bulime*, *Achatine*). Dans les formes

à tentacules invaginables (Stylommatophores) les rétracteurs du bulbe présentent souvent des relations avec les muscles rétracteurs des tentacules. Chez les Basommatophores ou Pulmonés à tentacules non invaginables, les rétracteurs du bulbe existent seuls, les muscles tentaculaires faisant défaut. L'insertion postérieure des rétracteurs du bulbe se fait sur le muscle columellaire ou sur une région correspondant à l'insertion de ce muscle ; dans tous les cas, ils prennent naissance en arrière des colliers nerveux qu'ils traversent pour atteindre le bulbe. Ils sont toujours situés plus loin en arrière que chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe ; leur partie postérieure se trouve ainsi dans la région de torsion et par suite leur direction n'est plus rectiligne.

Chez *Helix pomatia* (fig. 59, Pl. VII) et en général chez les Stylommatophores à coquille bien développée, on voit se détacher du muscle columellaire un faisceau puissant, qui se divise plus ou moins loin en trois autres, deux latéraux et symétriques et un troisième médian.

Chaque faisceau latéral (*fl*) se divise à son tour en deux autres de dimensions sensiblement égales, l'un interne, l'autre externe. Le faisceau interne (*rp*) se rend dans le pied, en arrière des centres nerveux, et peut être désigné sous le nom de rétracteur du pied. Le faisceau externe (*rc*) est le rétracteur commun des tentacules ; il se divise à son tour en deux branches inégales : l'une, supérieure (*rT*), se rend au grand tentacule ; l'autre, inférieure (*rt*), plus forte, se porte sur le petit tentacule et les téguments situés dans le voisinage de la bouche. Toutes les fibres des rétracteurs du pied et des tentacules passent à l'extérieur des colliers nerveux.

Le faisceau impair médian (*rb*) n'est autre chose que le rétracteur du bulbe ; à son origine, il est situé dans un plan supérieur au plan des faisceaux latéraux ; en avant, il est toujours situé au-dessus des rétracteurs du pied, mais à un niveau plus bas que les rétracteurs tentaculaires. Rectiligne dans sa région antérieure, il est tourné à droite ou à gauche

en arrière selon que l'animal est dextre ou sénestre. Il repose sur le plancher de la cavité antérieure et par sa face supérieure il est en rapport avec l'œsophage et les glandes salivaires. Il a la forme d'un ruban plus large en avant qu'en arrière ; dans le voisinage du bulbe, il traverse les colliers nerveux au-dessus de la chaîne asymétrique et se divise en deux parties semblables qui s'insèrent sur les faces inférieure et latérales du bulbe selon une ligne déjà connue qui correspond aux bords externes des cartilages. L'aorte ne se rencontre pas entre les deux moitiés antérieures de ce muscle ; si l'animal est dextre, ce qui est le cas ordinaire, l'artère passe sur le muscle de gauche à droite dans sa région moyenne, s'engage ensuite sous lui, pour traverser les colliers nerveux entre les ganglions pédieux et la chaîne asymétrique ; si l'animal est sénestre, l'aorte passe sur le muscle de droite à gauche.

Chez les Pulmonés Stylommatophores à coquille rudimentaire (*Arion*, *Limax*) les rétracteurs communs des tentacules et du bulbe naissent en arrière de la chambre respiratoire, en arrière même du sac dans lequel se trouve la coquille, mais dans le prolongement de celle-ci ; par conséquent, ils se détachent du plafond de la cavité générale un peu à droite de la ligne médiane. Cette position est différente de celle qu'on rencontre chez les Diotocardes et les Mollusques à trompe. Chez les premiers, les muscles se détachent du plancher de la cavité antérieure, à une faible distance du bulbe, c'est-à-dire d'une région qui n'a pas pris part à la torsion à gauche. Chez les Mollusques à trompe, ils prennent toujours naissance sur le plancher de la cavité antérieure ou de la cavité de la trompe, dans une région qui n'a pas davantage pris part à la torsion ou qui a échappé à celle-ci par l'allongement. Chez les Pulmonés en général, et en particulier chez les Stylommatophores à coquille rudimentaire, la partie postérieure du muscle se trouve dans la région même de la torsion du corps, ce qui explique la position anormale de ce muscle.

Dans *Arion* et *Limax*, la coquille étant impuissante à protéger le pied, les muscles rétracteurs de ce dernier font complètement défaut.

Les différences que présentent les rétracteurs dans *Limax* et *Arion* sont de peu d'importance. Chez le premier, il existe un tronc commun qui reste simple jusque dans le voisinage du bulbe; là il se divise en trois branches : une médiane et deux latérales symétriques. Chacune de celles-ci passe à l'extérieur des colliers nerveux et se divise en deux autres qui se portent sur les tentacules. La branche médiane se divise également en deux autres qui traversent les colliers nerveux et se portent sur le bulbe à l'endroit connu. Dans l'*Arion*, il existe deux faisceaux musculaires dès l'origine; chacun d'eux se divise en deux autres à peu près égaux; la moitié interne se porte sur le bulbe, après avoir traversé les colliers nerveux; la moitié externe se rend aux tentacules, et, pour les atteindre, ne traverse pas les colliers.

Nous avons vu chez *Arion*, *Limax*, disparaître les rétracteurs du pied (*rp*). Chez les Basommatophores (Lymnée, Planorbe), les rétracteurs des tentacules manquent complètement, ce qui est en harmonie avec ce fait : que les tentacules ne sont pas invaginables. Les rétracteurs du bulbe font également défaut chez ces animaux, et cette absence constitue une objection sérieuse à la théorie de certains auteurs qui font jouer à ces muscles un rôle capital dans le mécanisme de la radule.

F. INNERVATION DES MUSCLES RÉTRACTEURS. — Les muscles rétracteurs du bulbe et des tentacules des Pulmonés ont été mentionnés par plusieurs auteurs. Presque tous ont signalé comme parlant des muscles que je viens de décrire des tractus musculaires se rendant aux différents ganglions nerveux. Depuis plusieurs années (1), j'ai montré que ces prétendus muscles ne sont en général que des nerfs entourés

(1) Amaudrut, *Sur le système nerveux de quelques Mollusques pulmonés* (Bull. de la Soc. philom. de Paris, 1886).

d'une épaisse couche de tissu conjonctif. Cette observation est passée inaperçue, puisque dans des travaux récents je retrouve les mêmes erreurs. Je me propose donc de reproduire ici, et avec plus de détails, l'innervation des différents rétracteurs qui partent de la columelle ; mais tout d'abord je donne l'historique de la question.

Cuvier (1) ne fait que mentionner les rétracteurs du bulbe.

Sicard (2) décrit comme rétracteur du système nerveux un ensemble très complexe de muscles issus des rétracteurs du bulbe et des tentacules. Comme je n'ai pas eu de *Zonites* à ma disposition, je signale simplement le fait.

Les auteurs suivants ont étudié l'*Helix pomatia* :

Yung (3) ajoute à la description du rétracteur du bulbe celle de quatre muscles symétriques deux à deux. Les muscles d'une première paire (*i*, fig. 5 de l'auteur, s'insèrent à l'une de leurs extrémités contre la masse buccale et à l'autre extrémité contre le tissu conjonctif qui enveloppe le cerveau ; ceux de la seconde paire (*k*) unissent la masse buccale aux cordons de l'anneau œsophagien. Dans ce travail, il n'est fait nulle part mention des nerfs se rendant aux différents muscles rétracteurs.

Loisel (4) décrit les rétracteurs du bulbe comme formés par un muscle impair qu'il désigne sous le nom de radulaire postérieur, et ne fait aucune allusion aux relations de ce muscle avec les colliers nerveux.

Paravicini (5), après avoir donné la description du rétracteur du bulbe, ajoute que, de ses côtés latéraux, partent deux faisceaux de fibres musculaires qui vont s'insérer au moyen d'une large surface sur la face interne de la commissure œsophagienne et en partie se transforment en

(1) Cuvier, *Mémoire sur la Limace et le Limaçon*, Paris, 1817.

(2) Sicard, *Recherches sur le Zonites algerius*, 1874, p. 17.

(3) Yung, *Contributions à l'histoire physiologique de l'Escargot (Helix pomatia)* (Mém. couronné par la classe des sc. de l'Acad. royale de Belgique, 1886, p. 241.

(4) Loisel, *loc. cit.*, p. 570.

(5) Paravicini, *loc. cit.*, p. 20.

membrane fibreuse, qui entoure la commissure et les ganglions cérébroïdes; ces deux faisceaux, qu'il nomme les rétracteurs du collier œsophagien, en se contractant en même temps que les rétracteurs du bulbe, peuvent ramener en arrière les ganglions cérébroïdes et pédieux. C'est à peu de chose près ce que dit Sicard au sujet des *Zonites*.

Je ferai remarquer d'abord que ces prétendus rétracteurs des colliers nerveux paraissent fort mal remplir leur rôle. Leur contraction se produisant en même temps que celle des rétracteurs du bulbe, celui-ci et les colliers nerveux devraient conserver toujours leur position relative : le bulbe en avant, les colliers en arrière, autour de l'œsophage. Or, sur des animaux tués brusquement par le chloroforme, c'est-à-dire se présentant à l'état de contraction énergique, on rencontre les colliers nerveux autour de la partie antérieure du bulbe, ce qui nous indique que les colliers sont restés en place et que le bulbe s'est déplacé dans leur intérieur.

Je ferai une autre remarque relative à ces rétracteurs du bulbe, des tentacules et du pied. Si on observe un *Helix* rampant, on le voit à chaque instant rétracter et allonger ses tentacules et son muflle; si on excite légèrement le grand tentacule, celui-ci s'invagine aussitôt, sans que les autres parties du corps accusent de rétraction; si l'excitation est plus forte, l'animal retire ses tentacules et son muflle, le pied restant encore immobile; enfin, si l'excitation est plus énergique encore, l'animal rentre complètement dans sa coquille. Ceci nous indique que la contraction des différents rétracteurs peut se produire successivement et simultanément. On en peut conclure aussi que ces différents groupes de muscles reçoivent des nerfs spéciaux indépendants les uns des autres. On comprendrait difficilement que ces muscles rétracteurs, les plus actifs de l'organisme, fussent privés de nerfs.

Leur étude est assez délicate, et dans bien des cas on ne saurait se contenter de la loupe seule. La coloration par le

chlorure d'or (procédé Ranvier) et l'examen au microscope fournissent des résultats plus sûrs.

Dans l'*Helix pomatia*, il existe de chaque côté, entre les connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéraux, un nerf (1, fig. 59, Pl. VII) plus rapproché des derniers connectifs que des premiers. Il part du premier ganglion viscéral, très près du connectif, et se rend au ganglion cérébroïde, qu'il aborde en arrière du connectif cérébro-buccal, très près de ce dernier. Il est plus grêle en haut qu'à sa sortie du ganglion viscéral, où il présente quelquefois un ou deux renflements cellulaires. Il donne d'abord un rameau (2) qui se porte sur le muscle rétracteur du petit tentacule, puis, dans le voisinage des ganglions cérébroïdes, une branche (3) qui se rend sur la face inférieure du muscle rétracteur du bulbe; c'est ce rameau entouré d'une épaisse couche de tissu conjonctif qui a été décrit par Paravicini comme rétracteur des colliers nerveux. Entre le connectif cérébro-buccal et le nerf (3) existe une anastomose (4).

Dans le cas de l'*Helix*, on voit qu'il est assez difficile de dire d'où viennent les fibres nerveuses qui se rendent au rétracteur du bulbe : il est possible qu'elles lui arrivent de divers centres.

En arrière du connectif cérébro-viscéral, sur la face inférieure du premier ganglion de la chaîne asymétrique, se détache un nerf (5) qui se rend au tronc commun des rétracteurs tentaculaires.

Il existe en outre, de chaque côté, trois autres nerfs connus, et qui ne sont pas représentés sur la figure; l'un part des ganglions pédieux et se rend aux rétracteurs du pied, les deux autres naissent des ganglions cérébroïdes et innervent les fourreaux des tentacules, dans lesquels se terminent les rétracteurs de ces organes.

Les connectifs des colliers nerveux, ainsi que le nerf (1), sont plongés dans une épaisse couche de tissu conjonctif, de laquelle se détache, de haut en bas et à l'intérieur des colliers, un plan de substance conjonctive dans lequel se trouvent

le connectif cérébro-buccal, le nerf (3) et l'anastomose (4). Si on examine les colliers nerveux du côté interne, ce plan se trouvant alors placé au-dessus du niveau des connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéraux, on aperçoit à la loupe, et sans dissection, les nerfs compris dans son intérieur. On peut engager la pointe d'une aiguille dans l'angle formé par les connectifs et le plan, séparer ce dernier et

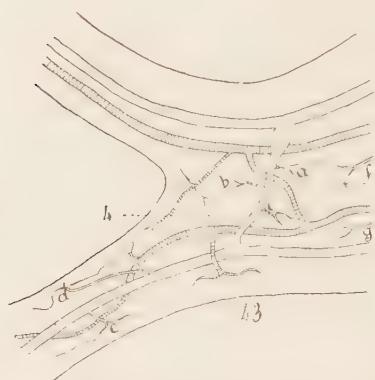


Fig. 43. — Plan de tissu conjonctif situé à l'intérieur des colliers nerveux de l'*Helix pomatia* et réunissant les ganglions cérébroïdes au bulbe. — *c. crb*, connectif cérébro-buccal ; 3, nerf du muscle rétracteur du bulbe ; 4, branche d'anastomose ; *abdefg*, rameaux nerveux, les deux derniers issus des ganglions cérébroïdes ; *ar*, *a'r'*, artères.

l'examiner au microscope (fig. 43, *t*). On voit alors que la branche d'anastomose (4) présente, à son origine sur le connectif cérébro-buccal, un renflement ganglionnaire (*r*) et, sur son parcours, trois ramifications très grêles (*a*, *b*, *c*). Le nerf du muscle rétracteur du bulbe fournit également des ramifications (*e*, *d*) qui se perdent dans la substance conjonctive. On voit en outre pénétrer dans

ce plan des rameaux nerveux (*f*, *g*) venus des ganglions cérébroïdes.

L'animal qui a fourni cette préparation ayant été injecté au bleu soluble, et la matière ayant bien pénétré dans la substance conjonctive, il n'y a pas lieu d'émettre un doute sur la confusion possible entre nerfs et vaisseaux. Ces derniers sont représentés par deux rameaux (*ar*, *a'r'*) qui accompagnent le nerf rétracteur du bulbe et le connectif cérébro-buccal. Sur leur parcours, ils donnent de nombreuses ramifications dans la substance conjonctive. La régularité que présente la matière injectée peut déjà faire supposer

qu'il s'agit de véritables vaisseaux et non de sinus; de plus, si on examine les points où cesse la matière colorante, on observe nettement la continuation de l'artère.

Dans l'*Helix aspera*, la disposition est un peu différente. Le nerf (1) a toujours son origine au même point, sur le premier ganglion de la chaîne asymétrique; il se dirige de bas en haut, plus rapproché du connectif cérébro-viscéral que du connectif cérébro-pédieux; arrivé à une faible distance des ganglions cérébroïdes, il se divise en deux branches sensiblement égales, dont l'une s'insère sur le ganglion, en arrière du connectif postérieur, et l'autre en avant du connectif antérieur, quelquefois sur le connectif cérébro-buccal. A peu près à égale distance des ganglions viscéral et cérébroïde, le nerf (1) donne deux rameaux: l'un externe pour le rétracteur du petit tentacule, l'autre interne pour le rétracteur du bulbe.

Le nerf (5) est également représenté; il présente, à sa sortie du ganglion viscéral, un petit renflement ovoïde dans lequel on compte une dizaine de cellules nerveuses.

Dans l'*Achatina panthera*, le nerf (1) se rencontre toujours com-

pris entre le nerf acoustique et le connectif cérébro-viscéral, mais il ne présente pas de ramifications. Les nerfs des rétracteurs du petit tentacule et du bulbe naissent tous deux séparément du ganglion cérébroïde en arrière du connectif cérébro-viscéral. Le premier ganglion de la chaîne asymétrique donne également un nerf au rétracteur commun des tentacules.

Dans l'*Arion rufus* (fig. 44, *t*), on voit se détacher du connectif cérébro-buccal (*c, crb*) un rameau (4) qui se rend sur le muscle rétracteur du bulbe. De la partie postérieure du ganglion cérébroïde se détache un autre nerf qui ne tarde pas



Fig. 44. — Innervation du muscle rétracteur du bulbe de l'*Arion rufus*. — *Ge*, ganglion cérébroïde; *c, crb*, connectif cérébro-buccal; *rtb*, muscle rétracteur du bulbe.

à se bifurquer pour s'anastomoser par ses deux branches avec le rameau (4). Un peu au-dessous de l'anastomose inférieure part un filet qui se rend directement au premier ganglion viscéral.

Dans la Limace, on trouve une disposition à peu près analogue. Le muscle rétracteur commun des tentacules reçoit également un nerf, mais je ne puis affirmer s'il tire son origine du premier ganglion viscéral ou du ganglion pédieux.

En résumé, chez les Pulmonés Stylommatophores, les muscles rétracteurs du bulbe reçoivent des nerfs qui peuvent être en relation, soit directement, soit à l'aide d'anastomoses, avec les trois centres nerveux : cérébroïde, buccal et viscéral. Dans les formes à coquille puissante (*Achatine*, *Bulime*, *Helix*) et probablement aussi chez les formes à coquille rudimentaire (*Arion*, *Limax*), le rétracteur commun des tentacules reçoit un nerf du premier ganglion de la chaîne asymétrique. Chez les Pulmonés Basommatophores, ces différents nerfs font défaut, puisque les muscles rétracteurs manquent.

Parmi les auteurs qui ont décrit avec détails les nerfs issus des ganglions cérébroïdes des Pulmonés, il faut citer : Jhering, Böhmig, Simroth, Lacaze-Duthiers, Sicard. Aucun n'en signale plus de huit paires. De Nabias (1) a repris récemment cette étude et arrive à la même conclusion. Il dit : « que ce nombre huit est absolument fixe, non seulement pour *Helix*, mais encore pour les genres voisins *Arion*, *Zonites*, *Limax*. Ce nombre est aussi constant que les douze paires de nerfs craniens existant chez tous les Vertébrés. Nous avons varié à l'infini les dissections et les coupes, et nous avons acquis la preuve irréfutable de cette fixité ». Ce nombre est constant, en effet, mais seulement sur des animaux que l'auteur n'a pas observés : les Lymnées, et probablement aussi tous les Basommatophores dépourvus de muscles rétracteurs.

(1) De Nabias, *Thèse de doctorat*, 1894, p. 128.

Aux huit nerfs connus des Stylommatophores et à ceux que je viens de signaler plus haut, il faut encore en ajouter d'autres. Ils prennent naissance en avant de l'origine du connectif cérébro-pédieux sur le ganglion cérébroïde, descendent dans le tissu conjonctif qui entoure les colliers nerveux et se terminent en général sur l'artère qui longe la face antérieure de ces colliers.

Chez *Achatina panthera*, *Bulimus Funki*, *Nanina Cambodjiensis*, le plus interne de ces nerfs n'entre pas en relation avec l'artère et ne donne pas de ramifications; il est continu d'un ganglion cérébroïde à l'autre. Sur la ligne médiane, il passe au-dessous de l'œsophage, au-dessus de l'aorte et en avant des colliers nerveux. J'ai considéré ce nerf comme étant une commissure subcérébrale analogue à celle qu'on rencontre fréquemment chez les Opisthobranches.

L'existence de cette commissure chez les Pulmonés infirme l'hypothèse de Hering qui veut voir, dans l'une des deux commissures pédieuses de ces animaux, le représentant de la subcérébrale. En effet, chez Bulime et Achatine, les deux commissures pédieuses existent en même temps que la subcérébrale.

Dans *Helix pomatia*, on observe, en avant du connectif cérébro-pédieux, deux et quelquefois trois fins nerfs issus des ganglions cérébroïdes. Les deux antérieurs, les plus grêles, se terminent sur l'artère qui rencontre les colliers nerveux. Le nerf postérieur, c'est-à-dire celui qui a son origine le plus près du connectif, est le plus gros et le plus long; il longe le connectif cérébro-pédieux, atteint l'aorte antérieure à sa sortie des colliers nerveux, puis il se coude brusquement d'avant en arrière, tout en restant fixé à l'artère. Si on examine un fragment de celle-ci, pris au niveau des colliers, après l'avoir fendu dans le sens longitudinal, étalé et traité par le chlorure d'or, on trouve deux cordons nerveux longitudinaux s'envoyant, çà et là, de fines anastomoses. Ces cordons m'ont présenté, sur une longueur d'en-

viron un centimètre, trois grosses cellules nerveuses sphériques, sur lesquelles je reviendrai plus loin.

L'innervation de l'aorte, ou d'une partie de l'aorte, par les ganglions cérébroïdes constitue un fait en opposition avec l'idée généralement admise, à savoir : que les viscères sont innervés, en avant par les ganglions buccaux, en arrière par les ganglions viscéraux.

Le premier ganglion de la chaîne asymétrique a été décrit par Lacaze-Duthiers comme ne donnant jamais de nerfs chez tous les Pulmonés. Le fait est exact pour les Lymnées, Planorbes, et peut être considéré comme la conséquence de l'atrophie ou de la disparition totale des muscles rétracteurs. Mais il n'en est plus de même pour les Pulmonés à rétracteurs bien développés (*Helix*, *Achatina*, *Bulime*, et probablement beaucoup d'autres, chez lesquels on rencontre au moins un nerf de chaque côté et où sa présence, au lieu de constituer une anomalie dans le groupe des Pulmonés, se montre au contraire comme étant conforme à l'état qu'on rencontre chez les Mollusques en général. En effet, chez tous les Prosobranches bien étudiés, les premiers ganglions de la chaîne donnent toujours naissance à des nerfs, et il en est encore de même chez certains Opistobranches : *Notarchus* (1), *Aplysie*, *Dolabelle* (2), *Acera* (3).

La comparaison entre Prosobranches et Pulmonés nous fait concevoir comme très naturelle l'existence de ces nerfs chez les derniers. Nous remarquons que, chez les Prosobranches, les nerfs columellaires ont leur origine dans les ganglions palléaux (1). Chez les Pulmonés, les rétracteurs communs des tentacules se confondent à l'origine avec le muscle columellaire (fig. 59, Pl. VII) et peuvent être considérés comme des faisceaux détachés de ce dernier.

(1) Vayssière, *Recherches sur les Moll. opistob. du golfe de Marseille* (*Ann. du Mus. d'hist. nat. de Marseille, Zoologie*, t. II, 1885, p. 94).

(2) Amaudrut, *Sur le système nerveux de la Dolabella Rhumpti* (*Soc. philom.*, Paris, 1886).

(3) Pelseener, *Recherches sur divers Opistobranches* (*Mém. couronnés et Mém. des savants étrangers*; extr. du t. LIII, p. 42, 1893).

Dès lors, l'homologie devient complète entre les nerfs issus du premier ganglion chez les Prosobranches et les Pulmonés.

G. CELLULES GANGLIONNAIRES. — On sait, depuis les travaux de Leydig (1), Schultze (2), Walter (3), Nalepa (4), qu'il existe, sur l'estomac des Pulmonés, un plexus nerveux riche en cellules d'une taille colossale. Je n'ai pas l'intention de reprendre cette étude, mais seulement de montrer que ces grosses cellules ne sont pas localisées sur cette partie du tube digestif, et qu'elles peuvent se présenter sur des nerfs issus de centres nerveux très différents.

En traitant de l'innervation des muscles rétracteurs de l'*Helix aspersa*, j'ai déjà signalé, sur le nerf qui part du premier ganglion viscéral, l'existence d'un amas de cellules nerveuses formant un petit ganglion très distinct, en arrière du premier de la chaîne asymétrique.

Il m'est arrivé plusieurs fois de trouver, sur le nerf (1, fig. 59) de l'*Helix pomatia*, deux ou trois cellules de taille inégale et disposées de la manière suivante : une ou deux petites sur l'extrémité inférieure, à une faible distance du ganglion viscéral, et une très grosse, visible à la loupe, placée sur l'extrémité supérieure, dans le voisinage du ganglion cérébroïde. J'ai signalé aussi de semblables cellules sur les nerfs issus des ganglions cérébroïdes et qui innervent l'aorte antérieure ; mais ces dernières sont très petites et seulement visibles au microscope.

On les rencontre également sur le bulbe où il n'est pas à ma connaissance qu'elles aient été signalées.

(1) Leydig, *Lehrb. d. Histologie*, etc., p. 486.

(2) H. Schultze, *Die fibrilläre structur der Nervenelemente der Wirbellosen* (*Arch. für mikr. Anat.*, 1879, Bd XVI).

(3) Walter, *Mikroskopische Studien über das Centralnervensystem wirbelloser Thiere* (Bonn, 1863, p. 39, Taf. III, fig. 9, und XIV a).

(4) Nalepa, *Beiträge zur Anat. der Stylommatophoren* (*Aus dem LXXXVII, Bande der Sitzb. der k. Akad. der Wissensch.*, 1883, p. 45).

Dans l'*Helix pomatia*, elles sont situées sur le nerf qui prend naissance dans la partie antérieure du ganglion buccal et du côté interne. Ce nerf se dirige en avant, de l'extérieur à l'intérieur, il passe sur le canal excréteur des glandes salivaires et se ramifie dans le voisinage de la glande supplémentaire signalée par Nalepa (1) à l'entrée du canal excréteur de la glande salivaire normale. Après avoir enlevé les tissus superficiels qui recouvrent cette région, on aperçoit, à la loupe, un petit corps blanc adhérent au nerf; si on enlève ce dernier avec précaution et qu'on l'examine au microscope, on constate qu'il s'agit d'une très grosse cellule nerveuse de forme sphérique, à noyau volumineux. En avant de cette cellule, le nerf présente de très nombreuses ramifications, sur lesquelles on observe encore des cellules nerveuses, mais de dimensions beaucoup plus faibles.

Dans *Limax cinereus*, le même nerf présente, dans la région qui correspond à la grosse cellule de l'*Helix*, un véritable ganglion formé de sept à huit cellules. En avant, le nerf se ramifie comme dans *Helix*.

Je n'ai pas trouvé de cellules ganglionnaires sur les autres nerfs qui partent du ganglion buccal et innervent les parois latérales et inférieures du bulbe.

Quant à la signification de ces cellules, il est probable qu'elles sont les homologues des ganglions « gastro-œsophagiens » signalés par Vaissière et Pelseneer chez beaucoup d'Opisthobranches (*Tritonia*, *Pleurobranchea*, *Tylodina*, Elysiens en général). Le ganglion gastro-œsophagien et les cellules des Pulmonés se rencontrent, en effet, sur le même nerf.

H. MÉCANISME DE LA RADULE. — L'anatomie comparée nous a montré que le bulbe des Mollusques, chaque fois qu'il est bien constitué, présente dans le groupe entier les mêmes parties fondamentales. Les principales différences portent sur le nombre et la forme des cartilages, la présence

(1) Nalepa, *loc. cit.*, p. 18.

ou l'absence des mâchoires, la forme, l'arrangement et le nombre des dents de la radule. On doit donc s'attendre à trouver dans le fonctionnement de l'ensemble quelque chose de commun pour tous les types et des différences secondaires spéciales pour chaque groupe, en rapport avec les différences anatomiques citées plus haut.

En tenant compte de ces variations secondaires dans la structure du bulbe, on peut établir dans le groupe entier les subdivisions suivantes qui présentent évidemment entre elles de nombreuses formes de passage :

1° Mollusques pourvus de deux mâchoires puissantes, dents nombreuses, les latérales très grêles (Diotocardes).

2° Mollusques dépourvus de mâchoires latérales, ou les possédant à l'état rudimentaire, dents très fortes, mais en nombre restreint (Carnassiers : Buccin, Pourpre, etc.).

3° Mollusques à mâchoire simple, médiane, nombreuses dents peu différenciées (Pulmonés).

Je commencerai par examiner ce dernier groupe, d'abord parce qu'il a été l'objet d'observations assez nombreuses, et ensuite parce qu'il est facile de se procurer des sujets d'étude.

a. *Pulmonés*. — Chez les Pulmonés, il existe en général une mâchoire impaire médiane, placée en avant de la cavité buccale et présentant un bord libre coupant. Dans la Lymnée, de chaque côté de la mâchoire médiane, on en observe une autre plus petite. Les dents sont nombreuses, à peu près toutes semblables et pourvues de pointes acérées. Sur la face supérieure de la langue et jusqu'à son sommet, les pointes des dents sont dirigées vers l'arrière, du côté de l'orifice œsophagien : sur la face inférieure, au contraire, les dents sont tournées en avant du côté de l'orifice buccal.

Si l'on examine une Lymnée ou un *Helix* prenant sa nourriture, on remarque que les mouvements de la langue sont isochrones. Quelles que soient les dimensions du bol alimentaire, l'intervalle de temps qui sépare deux positions identiques de l'organe est le même, et de plus, si on sacrifie

l'animal, on ne trouve jamais de débris d'aliments dans la cavité buccale, ce qui nous indique que les mouvements de trituration, de brassage, de déchiquetage signalés par la plupart des auteurs comme devant se produire au niveau de la cavité buccale, n'existent pas. Du reste, si nous examinons l'acte de la mastication chez les Vertébrés, nous remarquons qu'il ne se produit que chez les animaux qui ont des dents différenciées. Chez les Vertébrés inférieurs pourvus de dents semblables, pointues, les aliments ne font que traverser la cavité buccale. Or, chez les Mollusques en général, si les dents présentent des différences de structure d'un groupe à l'autre, si dans un même individu les dents d'une même série transversale ne se ressemblent pas, par contre, toutes les séries sont semblables et il n'existe nulle part sur la langue une région destinée à couper les aliments et une autre ayant pour rôle spécial de les triturer. En un mot, chez aucun Mollusque on ne rencontre des dents présentant une surface triturante, et, par suite, comparable aux molaires des Mammifères ; mais au contraire, toutes les dents actives de la radule se terminent par des pointes très acérées, à l'exception, toutefois, de celles qui ont dépassé le sommet de la langue, et que l'on doit considérer comme ayant achevé leur rôle.

De ce qui précède, on peut conclure que le rôle de la langue consiste à prendre les aliments à l'entrée ou en avant de la bouche et à les porter brusquement, sans leur faire subir de modifications, à l'orifice œsophagien.

Ceci suppose évidemment que la pointe de la langue est susceptible d'exécuter des mouvements très étendus. Il suffit de se reporter à la forme de cet organe chez les Pulmonés pour comprendre la possibilité de ces mouvements. Mais nous pouvons nous rendre compte de leur existence et de leur étendue en observant divers Pulmonés tués lentement par immersion dans l'eau ou brusquement par des réactifs toxiques ; la langue se présente alors dans des positions variables qui ne sont chacune qu'un arrêt dans les mouvements

d'ensemble. Par exemple, chez l'*Arion* tué lentement par immersion, le bulbe est en général dévaginé et la pointe de la langue fait saillie assez loin en avant de la mâchoire. Cet état a été observé par Lacaze-Duthiers (1) sur une Testacelle qui prenait sa nourriture. Sur un *Helix*, tué dans les mêmes conditions, l'extrémité de la langue se trouve immédiatement en arrière de la mâchoire et appliquée contre elle. Si on plonge l'animal vivant dans l'alcool, à la dissection on trouve l'extrémité de la langue appliquée sur l'orifice de l'œsophage (fig. 41, Pl. V).

Cette grande mobilité de la langue nous indique déjà qu'elle doit jouer le principal rôle dans la préhension des aliments, et en effet : plaçons un *Helix* affamé sur une feuille verte, bientôt l'animal la perfore ; si on l'examine attentivement au moment où il continue à agrandir l'orifice, on voit qu'à chaque mouvement de préhension les bords de celui-ci sont *soulevés*. Si la feuille était placée sur une lame transparente, on verrait, en examinant celle-ci par la face opposée à celle sur laquelle repose l'animal, qu'à chaque mouvement l'extrémité de la langue s'engage sous la feuille, entre celle-ci et la lame de verre. C'en est donc pas, comme le dit Yung (2), « la mâchoire qui coupe les aliments en lanières, qui sont bientôt reprises par la radule, qui les rabote en menus copeaux ».

Nous nous rendons encore bien compte des rôles respectifs de la radule et de la mâchoire en examinant une Lymnée en train de prendre sa nourriture. La bouche d'abord fermée se présente sous l'aspect d'une fente verticale ; bientôt les bords s'écartent, la mâchoire apparaît la première, et, après avoir exécuté un mouvement de rotation qui lui fait prendre une direction oblique d'arrière en avant, elle se place sur l'aliment. Pendant ce mouvement, la pointe de la langue est venue se placer sous la feuille qui se trouve alors saisie entre

(1) De Lacaze-Duthiers, *Histoire de la Testacelle* (Arch. de zool. exper., 2^e série, t. V, 1887, p. 483).

(2) Yung, *loc. cit.*, p. 24.

la face interne concave de la mâchoire et le sommet convexe de la langue. Les deux organes rentrent ensuite dans la cavité buccale : la mâchoire en exécutant un mouvement de rotation de sens inverse au précédent, la pointe de la langue un mouvement d'avant en arrière et de bas en haut. Dans ce mouvement de retrait, la feuille se trouve comprimée entre la mâchoire et la radule ; grâce à cette pression, les dents s'enfoncent dans la substance alimentaire, et comme la langue dans son mouvement de retrait va plus loin en arrière que la mâchoire, chaque dent arrache et emporte avec elle un petit lambeau de feuille.

La mâchoire ne joue donc pas le rôle principal dans la préhension des aliments, mais un rôle passif ; elle fournit l'appui contre lequel la langue presse l'aliment pour le réduire en lanières ; mais cette résistance est importante, car sans la mâchoire le déchiquetage serait impossible ; en effet :

1° Les Testacelles qui n'ont pas de mâchoire se nourrissent de proies vivantes, ordinairement de vers, qu'elles avalent en entier sans les découper en menus morceaux :

2° Après avoir laissé jeûner un *Helix* pendant plusieurs semaines, je lui ai servi un Lombric ; le Mollusque s'est mis aussitôt en devoir de satisfaire son appétit, mais, malgré sa voracité, il ne réussissait qu'à arracher des lambeaux au corps de sa victime.

Les radules de la Testacelle et de l'*Helix* étant construites sur le même plan, nous pouvons dire que la différence de régime qu'on constate chez ces Pulmonés est la conséquence de la présence ou de l'absence de la mâchoire.

La mâchoire des Pulmonés n'est pas limitée à l'espèce de demi-lune que l'on connaît. Elle se continue en arrière par une substance cuticulaire de même nature, qui tapisse le plafond de la partie antérieure de la cavité buccale et qui protège les fissus sur lesquels elle repose contre l'action destructive des dents de la radule. Cette substance cuticulaire présente toujours, en effet, des empreintes dues à l'action des dents.

Nous pouvons nous demander maintenant ce que devient l'aliment lorsqu'il a été saisi en avant entre la radule et la mâchoire. On peut résoudre cette question par l'observation directe sans avoir recours à l'hypothèse.

Prenons un *Helix* de petite taille, et en particulier l'*Helix* à coquille d'un jaune uniforme, qu'on rencontre un peu partout dans les haies; laissons-le jeûner quelque temps et plaçons-le sur une feuille, l'animal ne tarde pas à prendre sa nourriture. Les téguments céphaliques et les parois supérieures du bulbe et de l'œsophage sont si minces chez cet animal, que nous apercevons par transparence le bol alimentaire dans toutes ses positions, non seulement dans le bulbe, mais encore dans une bonne partie de l'œsophage.

On peut décomposer les mouvements d'ensemble du bol alimentaire de la manière suivante :

1° Transport brusque, mais uniforme, de l'extrémité antérieure jusqu'au niveau des tentacules postérieurs;

2° Arrêt très court;

3° Transport du bol alimentaire en sens inverse, c'est-à-dire d'arrière en avant. Ce déplacement est de peu d'étendue et représente environ le cinquième du premier;

4° Transport lent du premier bol alimentaire d'avant en arrière et arrivée rapide d'un deuxième bol alimentaire qui vient s'ajouter au précédent. Après ce mouvement, le dernier bol occupe la place du premier au niveau des tentacules.

Après quelques secondes d'observation, la colonne verte formée par les bols alimentaires s'est accrue; à chaque révolution elle exécute un double mouvement d'oscillation d'avant en arrière et d'arrière en avant.

Si on tranche la tête de l'animal au moment où la colonne verte se déplace en avant, et qu'on ouvre le bulbe, on ne trouve aucune matière alimentaire dans la cavité buccale, tous les bols sont déjà engagés dans l'œsophage. Donc, les mouvements d'oscillation de l'aliment ne se produisent pas

au niveau de la radule, mais exclusivement au niveau de l'œsophage.

La colonne verte occupant toujours le même niveau en avant, il faut nécessairement que les bols alimentaires se déplacent d'avant en arrière pour faire place aux nouveaux, et alors, ou bien les déplacements se font sous l'effort d'une poussée exercée par les nouveaux sur les anciens, ou bien ils se produisent par un mécanisme propre de l'œsophage. Il est facile de se fixer sur cette alternative : si on retire doucement la feuille que mangeait l'animal, on voit l'extrémité antérieure de la colonne verte se déplacer lentement, d'avant en arrière, et d'un mouvement uniforme. Donc la marche des aliments est due à des mouvements propres de l'œsophage, probablement analogues à ceux qui font progresser le bol alimentaire dans l'œsophage des Vertébrés.

De plus, pendant ce retrait de l'aliment en arrière, l'œsophage ne présente pas de mouvements d'oscillation ; donc, ceux-ci n'ont rien à voir avec la marche du bol alimentaire. Quelle est alors la cause de ces mouvements ?

Ces mouvements cessant au moment où l'animal cesse de prendre sa nourriture, on peut prévoir tout de suite qu'ils ont leur cause dans des phénomènes qui se passent en avant de l'œsophage, c'est-à-dire dans le bulbe.

Si nous examinons de nouveau l'animal pendant son repas, nous voyons le bulbe exécuter des mouvements de va-et-vient dans l'intérieur de la cavité céphalique, sans que les parois de celle-ci se déplacent. Les mouvements de piston du bulbe concordent exactement avec les mouvements d'oscillation de l'œsophage, c'est-à-dire que, lorsque le bulbe est projeté en avant, il entraîne avec lui la partie antérieure de l'œsophage et inversement.

Les mouvements alternatifs de protraction et de rétraction du bulbe se compliquent d'un mouvement d'oscillation de sa région postérieure. Pendant la protraction, cette région postérieure est soulevée ; pendant la rétraction un mouvement inverse se produit. Il est évident que la partie anté-

rière de l'œsophage participe à cette deuxième catégorie de mouvements.

Il est important de savoir s'il existe une concordance constante entre les mouvements compliqués du bulbe et ceux de la pointe radulaire. La réponse nous est encore fournie par l'observation directe de notre animal. Lorsque le bulbe est projeté en avant, la pointe de la langue exécute un mouvement de rotation de haut en bas et d'arrière en avant, depuis l'orifice de l'œsophage jusqu'au niveau de la mâchoire, et quand le bulbe se déplace d'avant en arrière le sommet de la langue exécute un mouvement de rotation inverse qui le ramène sur l'orifice œsophagien.

L'extrémité libre de la langue est donc animée de deux mouvements : l'un de rotation qui lui est propre, l'autre de piston, qu'elle subit, comme faisant partie fondamentale du bulbe.

Toute théorie ayant pour but d'expliquer le mécanisme de la radule doit tenir compte des faits qui précèdent et des remarques qui suivent :

La radule étant flexible et devant fonctionner comme une râpe, celle-ci, dans son état d'activité, devra toujours présenter un certain degré de tension. Or la râpe étant unie à la membrane élastique, ses mouvements deviennent subordonnés à ceux de cette membrane, et comme les muscles et les cartilages sont seulement en rapport avec cette dernière, et non avec la râpe, c'est par la tension de la membrane élastique qu'est obtenue la tension de la râpe. Mais cette tension ne peut se produire que sur l'ensemble de la membrane et par la contraction simultanée des muscles qui agissent sur elle, car tout mouvement de traction s'exerçant sur un point seulement entraînerait un glissement de la membrane, glissement que l'examen anatomique nous a montré comme étant impossible (fig. 45, Pl. V) et que l'observation directe n'a jamais constaté. De plus, une traction produite seulement sur un point de la membrane provoquerait sur elle, non seulement un glissement, mais encore des

plissements, et alors, ou bien que la radule flexible épouse les contours de la surface plissée ou qu'elle passe par-dessus, dans l'un et l'autre cas elle se trouverait dans un état défectueux pour remplir son rôle de râpe.

Mais nous avons la preuve directe de la tension permanente de la lame élastique. En effet, quelle que soit la position dans laquelle on observe la langue d'un *Helix* mort, la forme de l'organe est toujours celle d'une cuiller à concavité dirigée en haut, dont le bord libre est coupant; ce qui varie seulement, c'est la profondeur de la concavité ou son rayon de courbure. Cette forme est due à la contraction plus ou moins énergique du muscle tenseur *asm* qui se fixe en avant sur le fond du creux. Si on vient à couper ce muscle sur un *Pulmoné* tué depuis peu, la concavité disparaît en grande partie sous l'effort combiné des autres tenseurs et de l'élasticité des cartilages.

Maintenant que nous connaissons la nature des mouvements exécutés par le bulbe, la langue et la mâchoire, nous allons appliquer nos connaissances sur la structure de ces organes pour expliquer leur mécanisme.

Remarquons d'abord que la fonction essentielle de l'appareil radulaire consiste à prendre l'aliment au niveau de l'orifice buccal et à le porter à l'entrée de l'œsophage. Cette fonction étant générale, le mécanisme doit être expliqué par des muscles constants.

Le mécanisme au niveau du bulbe n'est que le début d'un mouvement qui doit se produire progressivement d'avant en arrière sur toute la longueur de l'œsophage, et doit pouvoir s'expliquer par le fonctionnement alternatif des muscles longitudinaux et circulaires.

En nous basant sur la succession des mouvements des différentes parties (bulbe, radule, mâchoire, œsophage), nous pouvons établir la succession suivante dans la contraction et le relâchement des muscles qui provoquent les mouvements :

1° Les muscles longitudinaux du bulbe, aussi bien les

intrinsèques que les extrinsèques qui prennent leur point d'appui sur les parois céphaliques, se contractent et tirent le bulbe et l'œsophage en avant. En même temps, le fléchisseur des cartilages se contracte et fait exécuter à la langue son mouvement propre, indépendant de celui du bulbe, mouvement qui a pour but d'amener la pointe de la langue à l'endroit connu.

2° Les muscles longitudinaux se relâchent et les circulaires entrent en systole progressivement d'avant en arrière. La contraction successive des fibres circulaires du sphincter a pour but, d'abord de maintenir solidement l'aliment entre la mâchoire et la radule, et ensuite, lorsque la contraction se déplace, de refouler la masse du bulbe dans le même sens, c'est-à-dire d'avant en arrière. La contraction gagne alors les différents tenseurs qui ne sont autre chose que des fibres circulaires modifiées dans leur direction. Les tenseurs supérieurs médians et latéraux ayant une puissance énorme relativement à celle des tenseurs inférieurs, la pointe de la langue se rapproche de sa base, du côté de la face supérieure, et vient s'appliquer contre l'orifice œsophagien.

Dans ce même temps, la face postérieure du bulbe exécute son mouvement de haut en bas, qu'on peut expliquer de la manière suivante. A un certain moment, le mouvement de piston d'avant en arrière du bulbe se trouve limité par la résistance des fibres longitudinales qui rattachent sa face postérieure au pourtour antérieur des téguments céphaliques ; mais comme ces fibres sont rudimentaires en haut et puissantes en bas (*mir*, fig. 44, Pl. V), les résistances deviennent inégales et le bulbe s'incline du côté de la plus forte résistance, comme le ferait un corps flottant emporté par le courant, et qu'on essayerait d'amarrer d'un côté seulement.

3° La déglutition ou le passage du bol alimentaire du sommet de la langue dans l'œsophage doit se faire de la manière suivante : le tenseur supérieur (*tsm*, fig. 44, Pl. V) ne s'insère pas seulement sur la portion étalée de la membrane élastique, mais encore sur la région de cette mem-

brane qui fait encore partie de la papille. La contraction de ce muscle a donc non seulement pour but de contribuer au mouvement de la pointe de la radule, mais encore d'agir sur sa base. Il est facile de voir par l'inspection seule de la figure 41 que, quand les fibres postérieures de ce muscle se contractent, la papille exécute un mouvement oblique de haut en bas et d'avant en arrière.

La papille est admirablement conformée pour recevoir l'effort du muscle et le transmettre. En effet, les dents de la radule ont leurs pointes dirigées en arrière, ce qui exclut tout mouvement de glissement. Entre les dents et l'épithélium interne (*epi*, fig. 58, Pl. VII) existe une forte couche cuticulaire (*cut.i*) dans laquelle s'engagent les pointes des dents. Cette cuticule sert en même temps à protéger l'épithélium et à transmettre uniformément aux cellules de ce dernier l'action des dents de la radule. L'axe de la papille est rempli d'un tissu spécial, que beaucoup d'auteurs ont comparé à du cartilage, à cause de sa résistance. On peut donc dire que la papille exécute les mouvements cités plus haut sans subir de déformation dans sa forme cylindrique.

Mais la face supérieure de la papille est rattachée à la face inférieure de l'œsophage par les muscles constants (*pas*, fig. 41, Pl. V). Lorsque la papille se meut, elle entraîne ces muscles qui tirent de haut en bas la paroi œsophagienne; il en résulte d'abord un agrandissement de l'orifice, et comme à ce moment la bouche est fermée, l'agrandissement produit en même temps un vide, à la faveur duquel l'aliment passe brusquement dans l'œsophage.

La progression du bol alimentaire jusqu'à l'estomac se continue comme chez les Vertébrés, par le jeu des muscles longitudinaux et circulaires.

b. *Prosobranches pourvus de deux mâchoires latérales*. — Ce groupe comprend tous les Diotocardes et presque tous les Monotocardes Ténioglosses. Il est caractérisé par des mâchoires latérales symétriques, placées dans la partie antérieure de la cavité buccale. Elles sont réunies entre elles

sur la ligne médiane, dorsale, par un ligament élastique; leurs faces externes convexes reposent sur des muscles puissants; leurs faces internes concaves limitent entre elles une cavité assez spacieuse dans laquelle se meut la pointe de la langue; leurs bords antérieurs et inférieurs sont taillés en biseau. Dans leur ensemble, elles rappellent assez les valves d'un Lamellibranche, et les mouvements qu'elles exécutent s'écartent peu de ceux qu'on observe sur la coquille des bivalves.

Le bulbe est puissant, toujours beaucoup plus long que large, en général cylindrique; l'œsophage l'aborde dans sa moitié antérieure au-dessus de la langue. Celle-ci est également bien développée, mais sa pointe est mal dégagée des parois latérales du bulbe, ce qui rend les mouvements de rotation très restreints. Les mouvements de piston de la langue doivent aussi être très limités, car je n'ai jamais trouvé son sommet en avant des mâchoires, mais toujours engagé dans la cavité qu'elles limitent entre elles ou à une faible distance en arrière de celle-ci. Le peu d'amplitude que présentent les mouvements du sommet de la langue est évidemment en rapport avec la faible distance qui sépare les mâchoires de l'orifice œsophagien. La langue n'est jamais complètement recouverte par la radule, comme c'est le cas chez les Pulmonés, mais on distingue toujours trois régions dont les deux latérales symétriques sont dépourvues de dents. La région médiane est creusée en gouttière avec l'extrémité antérieure légèrement relevée. Les dents sont disposées en séries transversales et dans chaque rangée il existe en général une dent médiane impaire et de chaque côté des dents latérales symétriquement placées et semblables deux à deux. Celles qui sont les plus rapprochées de la ligne médiane sont courtes et fortes, tandis que celles qui sont placées sur les bords sont longues et grêles. Leur nombre est d'autant plus considérable que le groupe est moins spécialisé: chez les Rhipidoglosses, les dents latérales sont très nombreuses, tandis que chez les Ténioglosses on n'en trouve plus que

trois de chaque côté, mais alors ces dents latérales sont puissantes et courtes.

Chez les formes primitives à mâchoires puissantes et à dents latérales nombreuses, longues et grêles, il est difficile d'attribuer à celles-ci le rôle principal dans l'acte de la préhension des aliments et de considérer les mâchoires comme remplissant un rôle passif. Il me semble au contraire qu'ici la division du travail est poussée plus loin que chez les Pulmonés et que l'on peut diviser en deux temps bien distincts les phénomènes qui se passent au niveau du bulbe.

1° Les mâchoires saisissent l'aliment et le découpent en minces lanières comme le feraient des ciseaux.

2° Les longues dents de la radule s'emparent ensuite de ces débris et les portent à l'entrée de l'œsophage.

Le mécanisme par lequel l'aliment déjà préparé par les mâchoires est saisi par les dents et porté à l'orifice de l'œsophage est un peu différent de celui qui se passe chez les Pulmonés. Lorsque les fléchisseurs des cartilages se contractent, ils tirent sur les bords de la gouttière radulaire et tendent par suite à étaler celle-ci. Les dents latérales suivent ce mouvement, leurs sommets s'écartent de la ligne médiane et viennent se placer de chaque côté de la fente ménagée entre les deux mâchoires. Lorsque les tenseurs supérieurs médians se contractent, la gouttière se creuse davantage, ses bords se rapprochent et les sommets des dents exécutent un mouvement de sens inverse, c'est-à-dire se rapprochent de la ligne médiane. Ces dents, très nombreuses et serrées les unes contre les autres, fonctionnent alors comme deux brosses qui ramassent les menus morceaux débités par les mâchoires. Pour le reste du mécanisme, les choses doivent se passer comme chez les Pulmonés.

c. Prosobranches dépourvus de mâchoires latérales. — En passant des Diotocardes aux Téniglosses, les dents et les mâchoires éprouvent les modifications suivantes :

1° Les dents latérales deviennent de moins en moins

nombreuses et on passe graduellement à la formule 2.1.1.1.2, qui est celle des Ténioglosses typiques. Dans la plupart des cas, les dents extrêmes ou uncini (2.2) sont encore différenciées des dents latérales (1.1) et rappellent celles des Diotocardes ;

2° Les mâchoires deviennent de plus en plus rudimentaires et manquent même chez certaines formes (Cyclostome).

En passant des Ténioglosses aux Rhachiglosses, on observe encore une réduction dans le nombre des dents ; il n'existe plus qu'une dent latérale de chaque côté de la médiane (Buccin, Pourpre, Fasciolaire). Quant aux mâchoires, elles ont complètement disparu.

Le bulbe est plus allongé que chez les Ténioglosses ; ses rapports avec l'œsophage sont encore les mêmes. L'extrémité de la langue se divise encore en trois parties dont la médiane est creusée en gouttière et porte les dents qui ne ressemblent jamais aux dents latérales des Diotocardes et des Ténioglosses. Dans le Buccin, par exemple, les dents latérales plus fortes que la dent médiane présentent sur leur bord libre six pointes de taille inégale qui vont en augmentant de l'intérieur à l'extérieur. La pointe externe est incurvée du côté de la ligne médiane : elle est large, aplatie, et son bord interne concave est coupant et la fait ressembler à une serpe.

La direction des pointes est variable avec la position que les dents occupent sur la radule. A la face supérieure de celle-ci, elles sont dirigées en arrière ; au sommet et à la face inférieure, elles sont dirigées en avant.

Les positions occupées par le sommet de la langue sont beaucoup plus variables que chez les Diotocardes, et il n'est pas rare de trouver ce sommet fortement engagé dans l'orifice buccal.

L'absence des mâchoires chez les Rhachiglosses nous paraît donc favoriser les mouvements de la radule en avant. C'est déjà ce que nous avons constaté chez les Testacelles, dans le groupe des Pulmonés.

Lorsque le sommet de la langue occupe une position voisine de l'orifice buccal, la rangée transversale de dents qui recouvre le sommet se présente sous un aspect remarquable. Les dents latérales sont placées horizontalement, leurs pointes dirigées en avant, et donnent l'illusion de deux mandibules d'insecte carnassier prêtes à saisir la proie. Si on exerce une traction d'avant en arrière sur la gaine radulaire, qui, comme on sait, est protégée par des muscles puissants, aussitôt les dents latérales du sommet exécutent chacune un mouvement de rotation de 90° qui ramène les pointes en regard les unes des autres et de chaque côté de la ligne médiane ; mais en même temps le sommet de la langue est ramené en arrière, ce qui distingue le mécanisme des dents latérales de celui des mandibules des insectes.

Les différences importantes qui existent dans le mécanisme général entre les Pulmonés et les Rhachiglosses, c'est que, chez ces derniers, lorsque les fléchisseurs des cartilages se contractent, le sommet de la langue est non seulement tiré en avant, mais les dents latérales s'écartent, et lorsque les tenseurs se contractent à leur tour, les dents exécutent un mouvement de sens inverse, saisissent la proie et la portent à l'entrée de l'œsophage.

Si nous comparons maintenant le mécanisme de la langue et des dents dans les trois groupes, nous voyons que chez les Pulmonés la langue est susceptible de grands déplacements, tandis que les dents conservent toujours leur position relative les unes par rapport aux autres. Dans les deux autres groupes, c'est le contraire qui se présente : la pointe de la langue exécute des mouvements restreints, mais les dents suppléent à cette insuffisance par leur mobilité.

Par la forme de leurs dents, par les mouvements de leur appareil lingual, par leur mâchoire simple, les Pulmonés présentent des caractères à part qui les éloignent des deux autres groupes. Par contre, ceux-ci ne diffèrent entre eux que par la réduction du nombre des dents et la disparition des mâchoires, différences de peu d'importance si on réflé-

chit que les Téniglosses nous présentent toutes les formes de passage entre les Diotocardes et les Rhachiglosses. A la rigueur, on aurait pu n'établir que deux divisions : les Pulmonés d'une part et les Prosobranches de l'autre. Dans chaque division les formes archaïques sont pourvues de mâchoires (simple ou double) et le régime est herbivore ; chez les formes plus jeunes, les mâchoires ont disparu et le régime est devenu nettement carnassier. Les Testacelles sont aux Pulmonés ce que les Rhachiglosses sont aux Prosobranches.

Chez les Prosobranches aussi bien que chez les Pulmonés, les formes carnassières possèdent une langue susceptible de mouvements beaucoup plus étendus que chez les formes herbivores du même groupe, et il est à remarquer que la plus grande mobilité de la langue, chez les Prosobranches, est atteinte précisément dans les formes qui possèdent déjà l'appareil proboscidien le plus développé et chez les Pulmonés dans les formes qui ont le cou le plus long (1). Dans tous les cas, les formes carnassières possèdent les moyens de saisir leurs proies plus rapidement et de plus loin.

Historique. — Les différentes théories qui ont été émises sur le mécanisme du bulbe et de la radule se rattachent intimement à la conception que leurs auteurs se sont faite de la structure du bulbe. C'est pourquoi j'ai reporté ici l'histoire de la structure pour le traiter en même temps que celui du mécanisme.

Cuvier (2), 1817. — C'est dans son mémoire sur la Limace et le Limaçon que Cuvier décrit le mécanisme de la mastication et de la déglutition. Il distingue déjà les mouvements propres de la langue des mouvements d'ensemble du bulbe. Il admet aussi l'existence de fibres longitudinales extrinsèques et de fibres circulaires, mais il attribue à ces deux catégories de muscles le même rôle dans la projection du

(1) Dans la Testacelle, Lacaze-Duthiers désigne sous le nom de cou la région comprise entre la tête et le bord antérieur du manteau (p. 365).

(2) Cuvier, *loc. cit.*, p. 17.

bulbe en avant. La masse buccale, dit-il, « est chassée au dehors par les contractions des fibres annulaires de l'enveloppe générale, portée de côté par plusieurs petits faisceaux qui s'unissent aux parois environnantes de la peau ». Quant au mouvement de retrait, il l'explique par la contraction des **rétracteurs** du bulbe. « La masse buccale est retirée en dedans par deux grands muscles attachés à la columelle de la coquille et marchant parallèlement sur deux grands muscles du pied; ils s'insèrent sur la masse charnue qu'ils retirent, et pour s'y rendre passent avec l'œsophage au travers du collier nerveux que le cerveau forme avec le ganglion inférieur. » Presque tous les auteurs qui se sont occupés du bulbe après Cuvier, admettent cette manière de voir. Je reviendrai plus loin sur ces muscles; je ferai seulement remarquer ici qu'ils ne sont pas constants, qu'ils manquent chez Lymnée et que, chez ce Pulmoné, les mouvements de retrait du bulbe s'observent aussi bien que chez *Helix* et *Limax*.

Cuvier attribue les mouvements de la langue au fonctionnement de la papille. « C'est par le soulèvement alternatif de cette plaque (la langue), lequel résulte lui-même des mouvements du petit cône (papille) qui la termine en arrière, que les aliments coupés par la mâchoire sont introduits dans l'œsophage. Cette succession d'élévations et d'abaissements fait exécuter à la plaque linguale une sorte de mouvement péristaltique ou une espèce de rotation dans laquelle les côtes saillantes et transversales de la surface saisissent les aliments comme pourrait le faire une roue dentée et les présentent à l'orifice de l'œsophage. »

Les mouvements de la papille sont les conséquences des mouvements du bulbe au lieu d'en être la cause. Dans tous les cas, les muscles de la papille sont rudimentaires et impuissants à déplacer une masse aussi volumineuse que la langue. Il est probable que si le grand naturaliste avait porté son attention sur les muscles volumineux de l'appareil lingual, il eût attribué à ceux-ci le rôle principal

dans le mécanisme ; mais Cuvier n'en fait pas mention.

Huxley (1, 1853. — Huxley le premier a étudié les muscles radulaires dans le Buccin ; ayant remarqué que la radule possède des attaches musculaires dorsales et ventrales, il en conclut que cet organe se meut sur l'extrémité des cartilages exactement comme une courroie sur une poulie.

Il suffit d'examiner, sur la figure 45, les positions relatives des tenseurs supérieurs et inférieurs et des fléchisseurs des cartilages, pour se convaincre que ces mouvements sont impossibles. De plus, comme je l'ai déjà fait remarquer, tout mouvement de glissement serait défavorable à la solidité des dents et par suite à l'accomplissement de leur rôle.

Semper (2, 1856, reconnaît que le bulbe est construit sur le même plan chez tous les Mollusques, aussi bien dans sa structure grossière que dans ses détails intimes. La couche musculaire du bulbe se présente comme une continuation directe de la peau externe, avec laquelle s'accorde également sa structure histologique.

La langue est formée par une couche musculaire profonde qui peut être divisée en trois muscles complètement isolés : deux symétriques (des cartilages) sont réunis entre eux en avant et séparés en arrière. Ils sont de plus réunis inférieurement par un muscle horizontal.

On voit par ce qui précède que Semper ne paraît pas avoir eu connaissance du travail d'Huxley, car il ne dit rien des muscles qui s'insèrent sur la membrane élastique.

Passant ensuite à la papille, il la décrit comme formée à l'extérieur par une couche de fibres musculaires assez épaisse dans laquelle s'engage la continuation de la « Reibmembran » avec son épithélium et un noyau massif d'un aspect particulier dont la partie antérieure fait saillie dans le sillon antérieur de la langue, ce noyau étant formé de fibres

(1) Huxley, *Phil. Trans. On the Morphology of the Cephalous Mollusca*, 1853.

(2) Semper, *Beiträge zur Anatomie und Phys. der Pulmonaten (Inaugural-dissertation, Leipzig, 1856, p. 17)*.

étroites probablement en rapport avec les gros muscles symétriques.

Pour le mécanisme, il n'accepte pas la manière de voir de Cuvier. La langue est poussée en avant par la contraction des muscles du bulbe, aussi bien sa base que sa pointe, et cela assez loin pour que son bord tranchant vienne se placer contre l'arête coupante de la mâchoire ; alors la langue se meut vers le haut en même temps que les deux muscles latéraux (cartilages), dont les fibres verticales se contractent ; le point fixe dans ce mouvement est l'endroit de la surface de la langue où celle-ci s'unit au pharynx. La langue revient au repos par suite d'un relâchement des muscles du bulbe. Dans ce mouvement, la papille se déplace d'avant en arrière et entraîne dans son mouvement la « Reibmenbran » qui est placée librement sur ce support. Quant au mouvement de la papille, l'auteur l'attribue en partie aux muscles de la paroi du bulbe avec lequel elle est en rapport dans sa partie postérieure, mais encore et surtout au tissu fibreux propre qu'elle renferme dans son intérieur.

La théorie de Semper est complètement opposée à celle de Cuvier. Pour ce dernier, les mouvements de la langue sont dus aux muscles papillaires, c'est-à-dire que la langue joue un rôle passif, tandis que pour Semper la papille est passive et le rôle actif est dévolu aux cartilages qu'il décrit sous le nom de muscles latéraux.

Si les pièces de soutien des Pulmonés sont riches en fibres musculaires, il n'en est plus de même chez les Prosobranches en général, où la partie dominante est constituée par des cellules vésiculeuses, et alors on s'expliquerait difficilement le rôle capital de ces cellules dans les mouvements de la langue ; même chez les Pulmonés, on ne comprend pas comment ces fibres normales à la surface peuvent agir pour produire un mouvement quelconque. Dans tous les cas, au contraire, les cartilages nous apparaissent comme des organes d'appui indispensables à la tension de la membrane élastique.

Pour Semper, la préhension des aliments se fait de la manière suivante : « Le Mollusque pousse sa langue sur la feuille qu'il a choisie, la saisit avec les dents dont les pointes sont dirigées en avant, avance ensuite la mâchoire supérieure vers le bas et coupe ainsi le morceau de feuille entre la mâchoire et le bord de la langue. » La succession indiquée par l'auteur doit être intervertie : il faut nécessairement que la mâchoire se soit déplacée de sa position verticale pour que la radule puisse passer.

« Le morceau ainsi enlevé à la feuille est de nouveau découpé par les dents qui s'engrènent et finalement est conduit au pharynx (œsophage) par une bandelette ciliée placée au fond de la cavité buccale. » L'expérience nous a montré que le passage du bol alimentaire de la région de la mâchoire à l'œsophage est direct, rapide, ce qui exclut toute action de brassage et, à plus forte raison, l'intervention des cils vibratiles, dont l'action est toujours très lente.

Geddes (1, 1877, distingue les muscles intrinsèques du bulbe des muscles extrinsèques. Parmi ces derniers, il décrit dans *Patella* deux paires de protracteurs, les uns ventraux, les autres latéraux (*vpr* et *lpr*), s'insérant tous sur les cartilages postérieurs et se fixant d'autre part, les premiers sur la lèvre inférieure, les autres sur les côtés de la tête. Leur rôle est de pousser en avant la masse buccale et de faire exécuter aux cartilages postérieurs un mouvement de balancement sur le cartilage antérieur au point où se fait l'articulation. Au sujet de ce balancement, je ferai remarquer que les différents cartilages sont si intimement réunis entre eux que des mouvements de cette nature sont impossibles ; les muscles dont parle l'auteur ont simplement pour rôle de tirer la masse entière du bulbe en avant.

Les deux autres muscles correspondent à ceux que j'ai décrits sous les noms de tenseurs inférieur et supérieur. Les premiers (muscles ventraux), en se contractant, doivent tirer

(1) Geddes, *loc. cit.*, p. 486.

la paire antérieure de cartilages vers le bas les autres, puissants antagonistes des premiers, doivent courber en dessus les cartilages. Il admet en outre, comme Huxley, que dans ce mouvement la lame infra-radulaire peut parfaitement glisser un peu sur le sommet des cartilages et entraîner la radule.

L'action que l'auteur attribue aux muscles ventraux est due aux fléchisseurs des cartilages.

Wegmann, 1884, distingue les parties passives des parties actives du bulbe. Les premières comprennent : les cartilages, la membrane élastique et la radule ; les secondes sont constituées par les muscles, qu'il divise en intrinsèques et extrinsèques.

Il subdivise les muscles intrinsèques de la manière suivante :

1° Deux masses symétriques, placées à la face ventrale des cartilages, dont les fibres sont en général longitudinales et qui semblent être destinées plus spécialement à revêtir les supports cartilagineux. Ce sont elles qui donnent la forme carrée au bulbe ;

2° Deux muscles très forts appartenant à la face ventrale ; ils semblent faire corps avec les précédents, mais ils s'insèrent sur la membrane élastique dont ils constituent une paire de protracteurs externes.

Le qualificatif de très forts que l'auteur donne à ces muscles me fait supposer qu'il s'agit des muscles tenseurs inférieurs et d'une partie des tenseurs latéraux supérieurs ; il ne distingue pas dans ces faisceaux musculaires ceux qui s'insèrent sur la membrane élastique au-dessus de l'insertion du fléchisseur des cartilages de ceux qui s'insèrent au-dessous. Du reste, il ne fait pas allusion à ce dernier muscle et, par suite, il décrit comme muscles exclusivement ventraux des muscles qui appartiennent en partie seulement à cette face ventrale ;

3° Un muscle impair transverse, déjà signalé par Semper chez les Pulmonés et qui réunit inférieurement les deux cartilages antérieurs ;

4° A la face dorsale du bulbe, la membrane élastique reçoit le long de ses deux côtés des fibres qui se fixent sur les deux mamelons inférieurs dorsaux du bulbe et dont la contraction doit rétracter la membrane; ils sont les antagonistes des précédents. A l'extrémité inférieure du bulbe naissent des muscles de même ordre que les précédents et qui glissent en avant de la membrane élastique pour se fixer sur sa face antérieure. Ces muscles représentent évidemment les tenseurs supérieurs médians et une partie des tenseurs supérieurs latéraux;

5° Les muscles du fourreau de la radule, dont la face supérieure présente des faisceaux longitudinaux qui se fixent, les uns sur l'œsophage et les autres sur la face dorsale du bulbe;

6° Un large ligament transversal qui embrasse la face dorsale de l'extrémité inférieure du bulbe et qui se fixe à droite et à gauche sur les angles arrondis de la masse buccale. De chaque côté, il descend quelques fibres grêles et très longues qui s'insèrent au fourreau de la radule.

Comme muscles extrinsèques, l'auteur décrit :

1° Une seconde paire de protracteurs internes de la membrane élastique qui se fixent en arrière dans le voisinage de la masse pédio-asymétrique. Nous nous sommes occupé plus haut de ces muscles et nous n'y reviendrons pas ici;

2° Les muscles protracteurs du bulbe se trouvent à la face inférieure; ils sont superficiels et forment en avant une bande dilatée en éventail qui s'insère sur la trompe et en arrière sur les saillies du bulbe;

3° Un certain nombre de faisceaux longitudinaux qui se fixent, d'une part sur les faces supérieure et latérales du bulbe et, d'autre part, sur la trompe, et qui ont la même fonction que les précédents;

4° Un muscle impair antagoniste des précédents s'insère à l'extrémité inférieure du bulbe et se fixe, d'autre part, près de la base du muscle de la coquille.

Les muscles 2° et 3° sont ceux que j'ai décrits comme

s'étant détachés de la couche superficielle du bulbe; le rôle que leur attribue l'auteur est exact, mais il n'en est plus de même de celui que l'auteur attribue aux muscles 4. Ceux-ci sont des rétracteurs du bulbe et non des rétracteurs de la radule; ils ne fonctionnent que quand l'animal rétracte en même temps sa tête et son bulbe.

Wegmann admet la théorie d'Huxley: « La membrane élastique glisse par-dessus les cartilages, tirée qu'elle est par deux paires de muscles protracteurs et de nombreux faisceaux rétracteurs; en outre, les cartilages peuvent se rapprocher ou s'éloigner, augmenter ou diminuer l'espace qui existe entre eux. »

L'auteur est le premier qui cherche à montrer que les dispositions de l'appareil lingual sont en rapport avec le régime. « L'appareil lingual dans sa totalité est une mâchoire inférieure très mobile dans divers sens... Le mécanisme de la mastication chez l'Haliotide ressemble donc beaucoup à ce qu'on connaît dans les animaux supérieurs. Les mouvements de latéralité dont le bulbe doit être doué font ressembler la mastication à celle des Ruminants; aussi l'Haliotide est-elle herbivore. »

La comparaison ne me paraît pas heureuse; d'abord, chez les Ruminants, il existe deux mâchoires dont les structures se correspondent: leurs dents molaires sont puissantes et présentent une surface triturante; ici, on ne rencontre que la radule armée de dents très longues et grêles et, par suite, très mal conformées pour triturer l'herbe. Du reste, le court séjour des aliments dans la bouche exclut tout acte de trituration. Nous avons expliqué plus haut la division du travail entre les mâchoires et la radule chez les herbivores Prosobranches; nous n'y reviendrons pas ici.

Rösseler (1), 1885, revient à la théorie de Cuvier, c'est-à-dire qu'il attribue à la papille le principal rôle dans les mouvements de la radule. Il dit, en effet, au sujet de l'*Helix* « qu'il

(1) Rösseler, *Die Bildung der Radula bei den Cephalophoren Mollusken* (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd XLI, 1885).

n'est pas douteux que la musculature du tissu de remplissage de la papille ne joue un rôle dans le mouvement en avant de la radule » et, pour arriver à définir ce rôle, il donne de la musculature de l'organe une anatomie plus complète que ses devanciers, mais encore inexacte. Il signale trois muscles papillaires : l'un (*m*, fig. 4) « situé à l'intérieur du bouchon et qui en se contractant a pour but de tirer la papille en bas et en arrière pendant que les muscles actifs et éleveurs (*me*) peuvent soulever tout l'opercule » ; et plus loin il signale « un puissant muscle rétracteur (*rm*) qui, avec son extrémité en forme de crosse, s'insère à la base postérieure de la langue. Ce muscle envoie ses fibres cuticularisées à l'extrémité jusqu'aux parties de l'épithélium de base situées sur l'extrémité de la langue où elles s'attachent à la membrane limitante et la renforcent.

Les deux muscles (*m* et *me*), que décrit l'auteur sont placés tous deux à la face supérieure de la papille. On ne s'explique pas pourquoi l'un d'eux, en se contractant, abaisse la papille, tandis que l'autre l'élève, ou plutôt on ne s'explique ni l'un ni l'autre de ces mouvements, car dans les attaches de ces muscles on ne voit pas pourquoi l'une d'elles servirait de point fixe plutôt que l'autre. Le troisième muscle (*rm*) n'est pas un muscle papillaire, mais est une partie du muscle que j'ai décrit sous le nom de tenseur supérieur médian.

Boutan 4., 1886. — Dans le bulbe de la Fissurelle, Boutan décrit quatre muscles principaux qu'il divise en intrinsèques et extrinsèques. Les premiers comprennent d'abord des faisceaux qui s'appliquent, d'une part sur la gaine, et d'autre part sur les cartilages ; ils peuvent imprimer à la langue un mouvement de bas en haut. Les autres muscles intrinsèques réunissent inférieurement les cartilages et les maintiennent dans leur position relative.

Il divise les extrinsèques en protracteurs inférieurs et protracteurs latéraux. Les premiers s'insèrent, d'une part, sur

(1) Boutan, *loc. cit.*

les cartilages et, de l'autre, sur les parois latérales du corps et peuvent « amener la rétraction du bulbe tout entier de bas en haut ». Les seconds s'insèrent latéralement sur les cartilages et sur les parois du corps et doivent, par leur contraction, « faire saillir le bulbe en dehors ».

Le premier muscle décrit par Boulton est un muscle papillaire auquel il attribue, comme Cuvier, du reste, un rôle capital dans les mouvements de la langue. Les autres, sauf les transverses qui réunissent inférieurement les cartilages, sont des muscles extrinsèques qui n'ont rien à voir dans les mouvements propres de la radule. L'auteur ne dit pas un mot des tenseurs, c'est-à-dire des muscles qui partent des cartilages et s'insèrent à différents niveaux sur la membrane élastique, ce qui ne l'empêche pas de dire qu'il est facile, d'après la description qu'il vient de faire, de comprendre le mécanisme de la radule.

Quant aux mâchoires, la phrase suivante laisse supposer que, dans la pensée de l'auteur, elles ne servent à rien : « Elles ne paraissent pas susceptibles de mouvements bien étendus et ne doivent se mouvoir que dans des déplacements d'ensemble. »

Garnault (1), 1887, divise l'appareil musculaire du bulbe en muscles extrinsèques et muscles intrinsèques. Il signale deux paires de muscles extrinsèques, les uns fonctionnant comme protracteurs, les autres comme rétracteurs du bulbe.

Deux coupes seulement, l'une horizontale (fig. 6), l'autre transversale (fig. 2), représentent les muscles intrinsèques.

Les cartilages inférieurs BB' donnent, en dehors, insertion à des fibres (2, fig. 6) qui se portent sur les cartilages supérieurs AA'; ces muscles servent à faire basculer les cartilages AA' sur les cartilages BB' et en même temps à fixer les premiers aux seconds. D'autres faisceaux (3), qui peuvent être considérés comme faisant partie de la paroi du bulbe, naissent encore de la partie externe des cartilages

(1) Garnault, *Recherches anat. et histol. sur le Cyclostoma elegans* (Act. Soc. linn. Bordeaux, 1887, p. 15-17).

supérieurs et vont s'insérer aux parois de la membrane soutenant la lame élastique. D'autres encore se confondent avec les faisceaux longitudinaux du tube buccal. De la partie interne du cartilage B part un gros faisceau qui s'insère au fourreau de la radule et à la face interne du cartilage A.

Passant au fonctionnement de ces muscles, l'auteur dit : « Lorsque, par l'action des muscles extrinsèques protracteurs, le sac tout entier est soulevé en haut, les fibres placées dans la membrane du tube buccal et qui s'insèrent sur la paroi antérieure de la cavité radulaire projettent encore les dents hors de la bouche ; alors les muscles 2, 3, 4, se contractent simultanément, assurent d'abord l'immobilité de tout l'appareil et ensuite entraînent vivement en arrière l'appareil radulaire tout entier. »

Ce passage est important : l'auteur laisse complètement de côté les idées de Cuvier et d'Huxley : le retrait de la radule n'est plus attribué aux rétracteurs du bulbe, mais aux muscles propres de la langue ; la contraction est simultanée et le retrait rapide. Dans les muscles 3 et 4, je reconnais ceux que j'ai décrits sous les noms respectifs de tenseurs supérieurs latéraux et de tenseurs supérieurs médians, mais il me paraît douteux que « les fibres placées dans la membrane du tube buccal et qui s'insèrent sur la paroi antérieure de la cavité radulaire » correspondent au muscle constant que j'ai désigné sous le nom de fléchisseur des cartilages.

La coupe transversale (2) fait voir d'autres muscles. L'un (a, « réunit inférieurement les cartilages et les fait basculer au dehors, ce qui a pour conséquence d'étaler la radule ». Je fais remarquer que ce muscle est nettement transversal, qu'il doit se contracter en même temps que les tenseurs, c'est-à-dire pendant le retrait de la langue. Or, à cette phase de mouvement, la radule n'est pas étalée ; au contraire, la gouttière qu'elle forme est creusée davantage, ce qui rapproche de la ligne médiane les sommets des dents latérales et permet à celles-ci de maintenir l'aliment jusqu'à l'entrée de

l'œsophage. Ce muscle transversal agit comme antagoniste des tenseurs et particulièrement du tenseur supérieur médian. La position occupée par les dents pendant le retrait nous indique que son action est non seulement neutralisée, mais encore vaincue par celle du tenseur. Il a bien pour rôle d'écarter les cartilages, mais seulement pour permettre à ceux-ci d'opposer une résistance plus forte à l'action du tenseur, et comme but final de permettre une tension plus forte de la membrane élastique. Quant à l'écartement des dents de la radule, il se fait pendant la protraction de la langue en avant et sous l'effort des fléchisseurs.

Les muscles suivants (*bc*) sont intercartilagineux; ils réunissent le cartilage *c* (latéral supérieur) au cartilage supérieur (antérieur) et correspondent aux muscles que j'ai décrits (*malss*, *mlils*, fig. 46, 81, etc.). Ce sont des muscles très grêles qui ne doivent avoir pour rôle que de maintenir fixés les deux cartilages A et C, et non d'imprimer à l'un d'eux des mouvements de rotation autour de l'autre comme le dit Wegmann.

Je fais une autre remarque au sujet du muscle *ib*, fig. 2; l'auteur le dessine très gros et comme allant s'insérer à la base du cartilage A. En réalité, il s'agit de deux muscles: le vrai muscle intercartilagineux est formé de fibres transversales très courtes qui s'insèrent sur le cartilage A, du côté interne, mais très haut. Ce que l'auteur a pris pour la continuation de ce muscle vers le bas appartient au tenseur supérieur médian, formé de fibres longitudinales qui viennent s'insérer en avant, en partie sur le cartilage (*c*), mais surtout sur la face inférieure de la membrane élastique. De plus, le deuxième point d'attache n'est pas sur le cartilage A, mais plus en arrière, sur le cartilage B. En d'autres termes, la partie inférieure du muscle marqué *b* dans la figure 2 est la section transversale du muscle représenté en long par 4 (fig. 6).

Yung (1), 1888, accepte complètement la théorie de Cuvier.

(1) Yung, *loc. cit.*, p. 23-24.

Personne, dit-il, « n'a plus clairement et plus justement compris le rôle de la radule ». Il donne quelques détails sur les muscles papillaires. « Dans la cavité de la papille viennent s'insérer deux muscles, qui, indépendamment des contractions de la masse entière du pharynx (bulbe), concourent avec les muscles qui lui sont sous-jacents à animer la radule. Ces derniers muscles insérés sur le bord antérieur de la radule ont pour effet, en se contractant, de la faire déplisser tout en lui faisant exécuter un mouvement oscillatoire d'arrière en avant, mouvement qui est amplifié encore par la poussée des muscles postérieurs, de telle sorte que tout le plancher buccal est mobile d'arrière en avant en même temps que de bas en haut. »

Il y a tout à reprendre dans ce passage. D'abord l'auteur parle des muscles qui s'insèrent d'une part sur la papille, mais il ne dit rien de leur deuxième point d'insertion. Les muscles sous-jacents au pharynx (bulbe) ne peuvent être que les muscles du plancher buccal, qui, nés de la partie postérieure du cartilage, se portent sur le pourtour inférieur de la bouche. Ils ne naissent pas de la radule comme le dit Yung; du reste, celle-ci ne donne jamais d'insertion musculaire. Ils ne sauraient non plus agir pour déplisser la radule, attendu que celle-ci n'est jamais plissée; quant aux muscles postérieurs qui impriment une poussée à la radule, il est difficile de discuter leur rôle, car on ne voit pas du tout de quels muscles l'auteur veut parler; s'il a eu en vue les muscles papillaires, il aurait dû indiquer leur deuxième point d'attache; mais, quel que soit ce point, il est impossible de leur attribuer un rôle important, même chez *Helix*, où l'extrémité postérieure de la papille s'étend assez loin en arrière, et, à plus forte raison, chez les formes où cet organe ne fait plus saillie à l'extérieur du bulbe, mais reste tout entier logé entre les deux masses cartilagineuses (*Valvae*, *Janthine*, *Testacelle*).

Yung décrit ensuite les muscles extrinsèques protracteurs et rétracteurs du bulbe, déjà signalés par Cuvier. Parmi ces

muscles, il en cite « cinq ténus qui s'insèrent par l'une de leurs extrémités contre la masse du pharynx et par l'autre contre la masse de tissu conjonctif qui entoure les ganglions et les connectifs de l'anneau œsophagien ». J'ai montré ailleurs que ces tractus ne sont en partie que des nerfs entourés d'une épaisse couche de tissu conjonctif. L'auteur attribue à ces prétendus muscles les mouvements de propulsion et de retrait du bulbe pendant la mastication.

Aux critiques formulées plus haut, j'en ajouterai d'autres relatives à la figure 4 du travail de Yung, figure qui est reproduite dans le *Traité d'anatomie comparée* de C. Vogt et Yung (fig. 378). Elle représente une coupe sagittale de la masse buccale de l'*Helix* avec deux points importants inexacts.

Dans l'intérieur de la langue, on remarque des muscles marqués *i*, « muscles sur lesquels repose la radule » et qui ne forment qu'un seul faisceau avec les muscles situés sous la papille. En réalité, il existe deux muscles bien distincts : l'un est le tenseur supérieur médian (*tsm*, fig. 44) qui s'insère, d'une part, sur la partie postérieure des cartilages et, d'autre part, sur la face inférieure de la membrane élastique ; l'autre est le muscle papillaire inférieur (*pai*). Ce dernier entoure comme d'un doigt de gant l'extrémité de la papille, passe dans le triangle formé par l'écartement des deux tenseurs supérieurs médians (fig. 45, Pl. V), se divise ensuite en deux branches qui viennent se fixer chacune sur le bord interne de chaque cartilage au-dessus de l'insertion du tenseur (*tsm*).

Le deuxième point que je veux signaler est relatif « au tissu conjonctivo-musculaire (*f*) ». En avant de la langue, entre celle-ci et la mâchoire, existe une cavité dont les parois latérales présentent un bourrelet de chaque côté, mais sur la ligne médiane il n'existe pas de saillie entre le frein de la langue et la lèvre inférieure : le plancher est continu ; par conséquent, sur une coupe médiane on ne doit pas trouver le bourrelet de « tissu conjonctivo-musculaire ». La coupe

que représente l'auteur passe bien par la ligne médiane en arrière, mais en avant elle intéresse les parois latérales du bulbe.

Malard (1), 1889, décrit le bulbe des Cyprées et signale deux cartilages ayant chacun la forme d'une faux, ce qui est exact. Le talon de la faux présenterait une sorte « d'apophyse spirale ». Il est probable qu'il s'agit là d'une partie du cartilage latéral inférieur. L'auteur signale, en outre, comme partie dure, « un noyau fibro-cartilagineux » placé à la pointe de la faux et qui existerait chez tous les Gastéropodes.

Malard passe ensuite à la description des muscles, qu'il divise en internes et externes. De ces derniers, il ne dit rien, « car ils sont communs à l'odontophore et au bulbe et ont été assez bien décrits; ce sont les paires de muscles antérieurs et moyens ou protracteurs, et postérieurs ou rétracteurs de l'odontophore ».

Les muscles internes comprennent :

1° « Les muscles abaisseurs ou fléchisseurs externes des cartilages, prenant leur point d'insertion, d'une part sur l'apophyse spirale du cartilage, et d'autre part sur le côté et en bas du noyau fibro-cartilagineux. » On reconnaît dans ces muscles les faisceaux du muscle (*pli*) qui réunit les cartilages postérieurs et latéraux inférieurs. Leur place serait mieux dans la description des muscles externes.

2° « Les muscles éleveurs ou fléchisseurs internes des cartilages, prenant leur point d'insertion sur le côté externe et vers l'extrémité distale du cartilage, passant sous lui et venant prendre leur deuxième point d'insertion en avant et en haut du noyau fibro-cartilagineux. » Il est probable que l'auteur a voulu décrire les tenseurs inférieurs. Si cette supposition est exacte, je ferai remarquer que ces muscles ne s'insèrent pas en avant sur les cartilages, mais sur la membrane élastique; j'ajouterai, en outre, que je ne comprends

(1) Malard, *Structure de l'appareil radulaire (odontophore) des Cypréides* (Soc. philom. de Paris, fév. 1889).

pas bien le rôle d'élevateurs qui leur est attribué; en se contractant, ils abaisseraient plutôt l'extrémité de la langue.

3° « Un muscle très faible, en bandelette, réunissant les cartilages, prenant ses points d'insertion sur les côtés des cartilages et fermant postérieurement le sillon antérieur du bulbe. » Ce sont les muscles (*mlü*) formant la première couche de fibres transversales; quant à la seconde, qui est beaucoup plus importante, l'auteur n'en dit rien.

4° « Les muscles constricto-rétracteurs des cartilages (*k*). Ce muscle est le principal et le plus fort de tous; il est formé de faisceaux nombreux qui prennent leur point d'insertion, d'une part sur le noyau fibro-cartilagineux, divergent en éventail vers le haut en formant les deux lèvres de la fente ou gouttière infra-radulaire, passent au-dessus et embrassent les cartilages, puis convergent dans le plan inférieur, de manière à se réunir en partie avec les faisceaux opposés en passant dans une sorte de poulie fixe antérieure au noyau fibro-cartilagineux. En ce point, une partie des fibres musculaires, au lieu de suivre dans la cuisse opposée de l'odontophore un trajet symétrique à celui qu'elle a décrit dans la première, se porte en arrière et en haut sur le côté du noyau fibro-cartilagineux. Ces faisceaux musculaires, sortant de l'odontophore sur les côtés de l'œsophage, se replient en avant sur les parois du bulbe où ils forment les muscles abaisseurs des mâchoires. La poulie musculaire étant fixe, la contraction de ses fibres doit avoir pour conséquences : 1° de comprimer les cartilages l'un contre l'autre; 2° d'élever le niveau supérieur de l'odontophore en diminuant ses diamètres transverse et longitudinal. »

Le travail de l'auteur n'étant pas accompagné de figures suffisantes, je ne puis me rendre un compte exact de la description de ces muscles constricto-rétracteurs. Sans doute, pour ne pas multiplier la nomenclature déjà compliquée de l'appareil musculaire, il a voulu décrire en bloc des faisceaux musculaires bien distincts, dont les uns appartiennent en propre aux parois du bulbe, tandis que d'autres réunissent

inférieurement les cartilages, ou bien encore se rendent des cartilages postérieurs à la membrane élastique. En tout cas, je n'ai rien trouvé qui puisse être assimilé à une poulie.

5° « Les muscles tenseurs de la lame infra-radulaire s'insèrent d'une part sur le bord de la lame infra-radulaire et d'autre part sur le noyau fibro-cartilagineux.

« Il n'est pas malaisé de comprendre, du jeu de ces divers muscles, le jeu de l'appareil tout entier. L'action combinée des muscles élévateurs ou fléchisseurs internes du constrictor-rétracto-élévateur des cartilages et des muscles tenseurs de la lame infra-radulaire fait saillir la radule, et lui fait décrire un double mouvement de bas en haut et d'avant en arrière, agissant ainsi à la façon d'une râpe pour dépecer et tirer les lambeaux de la proie vers l'ouverture de l'œsophage. Ces muscles doivent agir avec une grande force et sont très puissants, tandis qu'au contraire leurs antagonistes, qui forment les autres muscles du système, n'ayant qu'un faible effort à faire pour ramener l'appareil en place, sont très faibles. »

J'ai donné textuellement les passages qui précèdent, car je ne me fais pas une idée bien nette et de la structure et du mécanisme qui y sont indiqués. Je pense cependant qu'on peut résumer le tout de la manière suivante : du noyau fibro-cartilagineux, partent des muscles qui se portent en avant, au-dessus et au-dessous des cartilages, et s'insèrent sur ceux-ci. Quand les muscles qui passent au-dessus des cartilages se contractent, l'odontophore se soulève, et lorsque la contraction interesse les muscles du plan inférieur, l'odontophore s'abaisse. En un mot, les muscles déplaceraient les cartilages, qui entraîneraient la membrane élastique, tandis que c'est le contraire qui a lieu : les muscles s'insèrent sur la lame élastique, déplacent celle-ci et les cartilages ne font que suivre le mouvement.

Bernard, 1890 (1), signale deux paires de muscles intrin-

(1) Félix Bernard, *Recherches sur Valvata piscinalis* (Bulletin scientif. de la France et de la Belgique. Ext. du t. XXII, p. 266).

sèques, les uns fonctionnant comme adducteurs et les autres comme protracteurs. Il fait remarquer que l'œsophage aborde le bulbe dans sa région postérieure et que la gaine radulaire n'est pas visible de l'extérieur. Il ne dit rien de la structure des parois du bulbe et passe tout de suite à l'étude de l'appareil lingual. Il signale d'abord, en avant, une forte masse transversale qui appartient aussi bien au plancher qu'à l'appareil lingual, dont les fibres se reportent en arrière, dans l'épaisseur de ce plancher, en formant un arc de cercle ; par leur contraction elles doivent contribuer à redresser l'appareil pour porter la radule en avant. Les deux faces de l'appareil lingual sont recouvertes de fibres transversales sous lesquelles on aperçoit facilement une couche de fibres longitudinales qui se continuent en arrière dans le plancher buccal et dont l'effet est de retirer en arrière l'appareil lingual. Dans l'intérieur de la langue on trouve une paire de muscles (3, fig. 6 et 7) qui s'insèrent à la face ventrale de la gaine radulaire, près de son ouverture, s'étendant, sous la forme de larges rubans, jusqu'à l'extrémité postérieure de la gaine, mais sans se souder à celle-ci. Ils se réfléchissent alors en avant, en s'écartant de la ligne médiane, et embrassent chacun l'une des masses latérales creuses en s'épanouissant sur leur face externe. Un autre faisceau longitudinal se voit de chaque côté, dans le plancher, en avant de la masse linguale, atteint celle-ci au point où le muscle précédent se réfléchit en avant. Il résulte de là que, de chaque côté, il existe une masse musculaire à trois branches, ayant ses insertions sur le plancher buccal en avant, sur la partie antérieure du sac radulaire et sur la région externe des masses latérales. Toute la portion radulaire, s'appuyant sur la masse musculo-cartilagineuse sous-jacente, retire en arrière et en bas le sac radulaire et en même temps applique fortement les masses latérales contre ce sac. La portion antérieure extrinsèque, redresse toute la masse radulaire et porte la radule en avant. Le muscle antagoniste du muscle (3)? s'insère presque au même point

que celui-ci, il se dirige en avant et forme le sommet extrême du mamelon lingual; il se réfléchit en arrière sur la face externe des masses latérales; son effet est de tirer en avant le sac radulaire. Ce muscle se continue sur la face dorsale, sous forme de muscle transversal; il supporte, dans sa première portion, la lame radulaire, au point où elle passe de sa gaine au dehors. Un dernier muscle est le rétracteur de la gaine; il s'insère d'une part à la face postérieure de celle-ci et d'autre part sur le plancher buccal.

La structure de l'appareil lingual de la Valvée me paraît spéciale et difficile à ramener au plan général, dans lequel rentrent, cependant, des animaux appartenant à des groupes si différents. Comme je n'ai pas eu de *Valve* à ma disposition, je me contente de signaler cette anomalie sans insister davantage.

Loisel, 1892 (1), fait remarquer, au sujet de l'*Helix pomatia*, que les « mouvements de la radule ne peuvent s'expliquer par l'action de la papille conique qui termine la radule, d'autant plus que le muscle qui entoure cette papille est très faible et que ses attaches n'expliquent nullement de pareilles actions ». En contrôlant, par la méthode des coupes, les faits donnés par la simple dissection, il a trouvé que l'appareil radulaire était actionné par un muscle pair et par trois muscles impairs : un papillaire, un radulaire antérieur, deux radulaires moyens et un radulaire postérieur.

Il décrit comme appartenant au muscle papillaire, non seulement ce que j'ai désigné sous le nom de papillaire inférieur, mais encore la membrane de tissu conjonctif qui entoure complètement la papille. « En arrière, ce muscle s'unit intimement à la papille, mais il s'en sépare en avant pour aller se perdre sur les radulaires moyens. Sur la ligne médiane, il présente deux faisceaux plus importants dont le supérieur va se jeter sur une sangle musculaire formée par les radulaires moyens, l'inférieur se divise en deux bran-

(1) Loisel, *loc. cit.*, p. 570.

ches qui courent le long des bords internes des deux pièces de soutien. » C'est seulement cette dernière partie qui représente le muscle papillaire inférieur.

Le muscle radulaire antérieur est formé par l'ensemble des fibres longitudinales qui s'étendent en dessous du bulbe, depuis l'extrémité des cartilages jusqu'à la bouche. Ce muscle étant formé de fibres longitudinales disposées symétriquement de chaque côté de la ligne médiane, je ne vois pas pourquoi Loisel le considère comme un muscle impair. Au sujet de sa fonction, l'auteur s'exprime ainsi : « Lorsque l'animal a fixé ses lèvres, le muscle radulaire antérieur prend son point d'appui en avant et contribue ainsi à faire avancer la radule ; cependant, si l'on considère l'angle aigu qu'il forme avec les pièces de soutien, on comprendra qu'il doit agir surtout pour faire basculer les pièces et ramener en haut et en arrière la pointe de la radule lorsque celle-ci aura été abaissée. »

Il est facile de voir, par ce passage, que Loisel ne sépare pas les mouvements du bulbe des mouvements propres de la langue. Ce muscle n'est qu'une partie de la couche de fibres longitudinales superficielles qui entourent complètement le bulbe et qui, en se contractant, tirent le tout en avant. La radule ne fait que suivre ce mouvement. Nous avons vu précédemment que pendant ce mouvement de piston du bulbe en avant, les fléchisseurs des cartilages abaissent la pointe de la langue, ou encore qu'il y a simultanément entre les contractions de ce muscle et le mouvement de haut en bas de la radule : par conséquent ce muscle ne saurait agir pour relever la radule, puisque quand il se contracte, la langue s'abaisse. Quant au mouvement de bascule, il me paraît aussi invraisemblable ; on ne se représente pas bien la langue fonctionnant comme levier, on ne voit surtout pas bien où pourrait se trouver le point d'appui. Le petit bras serait évidemment en rapport avec le muscle et l'extrémité du grand bras correspondrait à la pointe de la langue (extrémité exécutant le plus grand déplacement). Or,

si nous réfléchissons que le mouvement de la langue, d'avant en arrière, a pour but, d'abord, d'arracher, et de porter ensuite l'aliment à l'entrée de l'œsophage, c'est-à-dire d'accomplir l'acte principal dans la préhension de l'aliment, acte qui nécessite le maximum d'effort, on comprendra difficilement que le rôle en soit dévolu à ce muscle relativement grêle, surtout si l'on admet qu'il agit à l'extrémité de la petite branche du levier. Il est plus rationnel de chercher à expliquer le maximum de travail produit par le muscle de plus grande taille.

Loisel décrit ensuite sous le nom de radulaires moyens « deux grosses masses charnues (*m, m*, fig. 1 et 2) qui englobent pour ainsi dire l'extrémité des branches du fer à cheval (cartilages). Chacun d'eux s'insère en effet sur la moitié postérieure du bord supérieur des deux faces interne et externe, un peu sur le bord inférieur et enfin à l'extrémité même de chaque pièce de soutien, de là ses fibres se dirigent, en embrassant ces pièces, les plus antérieures, d'avant en arrière et de dehors en dedans, les plus postérieures, de bas en haut et un peu d'avant en arrière, pour aller s'attacher sur la base de la papille ».

Ce passage nous indique que l'auteur ne distingue pas plus les parois du bulbe de celles de la langue qu'il ne distingue les mouvements propres de l'un et de l'autre. En effet, dans ces deux masses charnues il y a lieu de distinguer les fibres de la surface, qui appartiennent en propre aux parois du bulbe, des fibres profondes qui constituent les tenseurs. Il décrit l'insertion de ces masses charnues sur les cartilages, mais il leur attribue une direction en partie fausse et un deuxième point d'attache en partie inexact, Toutes leurs fibres ne vont pas « s'attacher à la base de la papille ». Les plus antérieures et les plus profondes présentent une direction variable, qui dépend de la position que la langue occupe dans la cavité buccale, mais toujours elles se fixent sur le pourtour étalé de la lame élastique (tenseurs supérieurs latéraux).

Le passage que j'ai cité pourrait faire supposer que ces masses charnues ne possèdent pas d'autres fibres que celles qui s'insèrent à la base de la papille, mais plus loin on trouve que « chaque muscle radulaire moyen est intimement uni avec deux fortes bandes musculaires qui forment les parois latérales de la cavité buccale et vont s'accoler en avant pour contribuer à former les deux lèvres de la bouche ». Ce sont là évidemment des faisceaux superficiels qui appartiennent à la paroi du bulbe et qui doivent être distingués des masses charnues.

Passant au rôle de ces radulaires moyens, l'auteur reconnaît que, « par leur grosseur et leur situation, il est évident que ce sont eux qui doivent avoir le rôle le plus actif dans les mouvements de la radule. Lorsque la papille est immobilisée, ils peuvent prendre leur point d'appui en arrière, et agissant, soit ensemble, soit séparément, on comprend qu'ils peuvent faire exécuter à la radule les mouvements les plus variés ».

Il y a bien encore dans ce passage quelque chose de la théorie de Cuvier. Pour Cuvier, les muscles de la papille font mouvoir celle-ci et par contre-coup la radule qui fait corps avec elle. En d'autres termes, pour Cuvier, les mouvements de la radule se produisent en même temps que ceux de la papille. Pour Loisel, les muscles qui font mouvoir la radule sont de « grosses masses charnues » qui s'insèrent aussi à la base de la papille et qui, par conséquent, sont aussi des muscles papillaires. Au point de vue anatomique, la description de Loisel ne diffère de celle de Cuvier qu'en ce que les « lanières charnues » sont remplacées par des masses charnues. Au point de vue mécanique, la différence qui existe c'est que, pour Cuvier, la papille se meut en même temps que la radule, tandis que pour Loisel la papille reste fixe quand la radule se meut. Si nous réfléchissons aux relations si intimes qui existent entre la langue et la papille, nous remarquerons qu'il n'est guère possible d'admettre une indépendance absolue dans leurs mouvements.

Après la description des masses charnues, on devrait s'attendre à une conclusion contraire de la part de l'auteur. Ces gros muscles s'insèrent sur les cartilages et sur la papille; or la masse des cartilages étant supérieure à celle de la papille, c'est évidemment celle-ci qui devrait se mouvoir quand les muscles se contractent.

La force d'inertie de la papille étant écartée par l'exiguïté de sa masse, il resterait encore, pour assurer sa fixité, le cas où elle serait amarrée aux parois environnantes; mais dans *Helix* il n'existe aucun muscle extrinsèque venant se fixer sur elle. On ne voit donc pas comment cette papille, à un moment donné, pourrait servir de point fixe dans la contraction des muscles.

Le cinquième muscle décrit par Loisel est le radulaire postérieur (*mp*, fig. 1 et 2). « Il se divise en avant en deux faisceaux larges de 5-6 millimètres chez l'*Helix pomatia*, qui s'attachent à l'extrémité des pièces de soutien, au même endroit que le radulaire antérieur; ses deux moitiés forment une gouttière dans laquelle est logée la papille formatrice de la radule. Ce muscle forme bientôt un large faisceau impair qui traverse le collier œsophagien pour aller s'insérer à la columelle, par l'intermédiaire du grand muscle columellaire. »

Paravicini (1) s'étonne que Loisel ait substitué ce nom de radulaire postérieur à celui de rétracteur du bulbe attribué à ce muscle par Cuvier, Lacaze, Sicard, etc. Cette substitution de nom s'explique par le rôle que l'auteur attribue à ce muscle dans les mouvements propres de la radule.

L'action du muscle radulaire postérieur, dit Loisel, « est évidemment de ramener en arrière toute la masse buccale; mais si celle-ci est immobilisée il peut agir en sens contraire du muscle radulaire antérieur, c'est-à-dire faire basculer les pièces de soutien de manière à abaisser la portion libre de la radule. Et ainsi s'explique naturellement, par l'action

(1) Paravicini, *loc. cit.*, p. 9.

combinée de ces deux muscles, les mouvements de râpe qu'exécute cette radule ».

Je répète ce que j'ai déjà dit : ce muscle n'est pas constant, il est souvent rudimentaire et manque même complètement chez *Lymnée*, *Planorbe*, et, par conséquent, on ne saurait lui attribuer un rôle dans le mécanisme propre de la langue, mécanisme qui est le même chez *Lymnée* que chez *Hélix*.

Relativement au mouvement de bascule indiqué ci-dessus, je ferai la même observation que celle que j'ai faite pour le radulaire antérieur, et j'ajouterai de plus qu'on ne voit pas comment le bulbe pourrait être immobilisé pour permettre à ce muscle d'agir en sens contraire du radulaire antérieur. Du reste cette immobilité du bulbe est démentie par l'expérience ; nous savons au contraire, par l'observation directe, que, pendant le mouvement de la langue en avant, le bulbe n'est pas immobile, il exécute lui-même un mouvement d'arrière en avant. Admettons encore ce mouvement de bascule : il est impossible de ne pas admettre que, sous l'effort du muscle, il ne se produise pas une augmentation de la distance qui sépare la base de la langue du niveau des mâchoires ; or, comme ce mouvement de bascule doit avoir pour but d'amener le sommet de la langue au niveau de la mâchoire, on voit qu'après son exécution le résultat ne serait pas atteint : le sommet de la langue se trouverait en arrière de la mâchoire.

Plate (1) (1893) divise les muscles extrinsèques en protracteurs et rétracteurs de la radule. Il ne dit rien des parois du bulbe, si ce n'est que les fibres qu'il présente à sa surface ont des directions qui varient avec la région, et qu'en arrière il existe deux puissants bourrelets qui servent à supporter les pièces de soutien en même temps qu'ils servent de point de fixation solide à certains muscles qui font mouvoir la radule. Ces muscles sont au nombre de deux : 1° les rétrac-

(1) Plate, *Studien über Opisthopleurone Längenschnecken. Die Oncidimen* (*Zoolog. Jahrb.*, Bd VII, 1893, p. 104).

teurs de la radule, qui naissent de la paroi postérieure du pharynx et qui se rendent dans la mince couche musculaire située au-dessous de la lamelle basale ; 2° les protracteurs de la radule, qui partent également du bourrelet et s'insèrent sur la face ventrale de la radule.

L'auteur ne dit rien du mécanisme.

Oswald (1) (1894) n'établit pas de division entre les muscles extrinsèques et intrinsèques. Ils sont tous protracteurs ou rétracteurs ; mais il distingue ceux qui agissent sur le bulbe de ceux qui agissent sur la radule.

Comme protracteur du bulbe, il décrit un muscle pair qui s'insère d'une part à l'extrémité des cartilages et d'autre part à l'extrémité antérieure des parois de la trompe.

Les protracteurs de la radule et de la gaine radulaire sont représentés par une couche musculaire située tout autour de la cavité buccale et logée dans ses parois. Ils s'insèrent sur la radule et la gaine radulaire.

Comme rétracteur des cartilages il cite un muscle (*kg*, fig. 6), qui prend son origine sur l'extrémité de la papille, se dirige en avant où il se divise en deux branches qui s'insèrent sur les cartilages : en se contractant il rapproche les cartilages. Ce muscle est le papillaire supérieur ; le rôle que l'auteur lui fait jouer fait penser à la théorie de Cuvier.

En arrière, le muscle précédent passe au-dessus d'un autre, médian, dont l'origine est sur la face ventrale de la trompe et l'insertion antérieure sur l'extrémité de la papille. Quand ce muscle se contracte la radule est tirée en arrière, et par suite tout le pharynx.

Les rétracteurs de la radule prennent naissance, ou bien à la partie postérieure des cartilages, ou sur la paroi de la trompe. Ceux qui prennent naissance sur les cartilages sont représentés par 3-4 faisceaux assez bien séparés et correspondent aux tenseurs supérieurs médians et latéraux. Ceux qui naissent sur la trompe sont au nombre de cinq, un im-

(1) Oswald, *Der Russelapparat der Prosobranchier* (*Ienaische Zeitsch. f. Naturwiss.*, 28. Bd, 1894, p. 143).

pair qui se porte sur la face ventrale de la gaine radulaire et deux autres pairs qui s'anastomosent avec les faisceaux des tenseurs supérieurs.

Voilà pour les rétracteurs dorsaux. Du côté ventral, il existe également des rétracteurs qui s'insèrent, les uns sur les cartilages, les autres sur la face ventrale des parois de la trompe.

Sur la face externe de chaque cartilage, se détache un muscle plat qui se dirige en avant et s'insère latéralement sur la radule.

Des parois de la trompe naissent deux autres muscles, les rétracteurs médians ventraux, qui se fixent en avant sur la jambe inférieure de la radule.

Le grand nombre de muscles que nous rencontrons dans la description qui précède tient à deux causes que nous connaissons déjà :

1° Par suite de l'allongement du bulbe, les fibres des tenseurs, qui chez les animaux à bulbe court forment un tout compact, se sont dissociées dans le Buccin pour former des muscles distincts ;

2° Les rétracteurs du bulbe et de la papille, que l'on trouve représentés par un ou deux faisceaux dans les formes primitives, se sont séparés dans le Buccin en plusieurs faisceaux également distincts, s'insérant les uns sur la papille, les autres sur les extrémités postérieures des cartilages.

Passant au mécanisme, l'auteur dit que « les mouvements du pharynx et de la radule consistent en mouvements de protraction et de rétraction. La protraction se fait par la contraction de tous les protracteurs et la rétraction par la contraction de tous les rétracteurs de la radule et du cartilage lingual et le relâchement des premiers ».

Nous voyons, par ce passage, que l'auteur considère les nombreux faisceaux rétracteurs du bulbe et de la papille comme jouant un rôle dans les mouvements propres de la radule ; c'est-à-dire que, à chaque mouvement de la langue en arrière, les muscles se contractent, puis qu'ils se relâchent

quand la langue exécute un mouvement de sens inverse.

J'ai expliqué ailleurs le mouvement de piston du bulbe par ses muscles propres. Je rappellerai seulement ici que le développement de ces muscles rétracteurs est en rapport, d'une part, avec la puissance du bulbe et, d'autre part, avec les déplacements que celui-ci doit exécuter, quand la trompe passe de l'état de rétraction à l'état de protraction et inversement. Chez le Buccin, par exemple, la trompe est plus longue que dans *Cassis*, *Cassidaria*, *Purpura*, etc., aussi ces muscles sont-ils beaucoup plus développés dans le Buccin que dans les autres genres. Dans un *Helix* les rétracteurs du bulbe sont toujours beaucoup plus puissants que dans un *Arion* de même taille, parce que le bulbe doit exécuter des déplacements beaucoup plus grands dans le premier que dans le second.

C'est seulement quand l'animal rentre dans sa coquille que ces muscles entrent en fonction. Je ne veux pas dire cependant que ce sont eux qui président indirectement aux mouvements de retrait de la trompe, c'est-à-dire qu'en faisant rentrer le bulbe ils déterminent l'invagination de la trompe; car s'il en était ainsi, toutes les trompes seraient invaginables à partir du sommet; mais lorsque les rétracteurs de la trompe se contractent, ces muscles se contractent également pour diriger le bulbe, la papille, la portion de l'œsophage et l'artère proboscidiennne, en un mot tous les organes compris dans la trompe, organes avec lesquels ils sont intimement unis au moyen de brides musculaires ou conjonctives. Il me paraît aussi invraisemblable d'attribuer à ces muscles un rôle dans les mouvements propres de la radule que de faire intervenir les muscles rétracteurs du cou d'une tortue dans le mécanisme de la langue et des mâchoires.

Aux arguments que j'ai déjà fournis contre le rôle que l'on attribue aux rétracteurs du bulbe et de la papille, j'ajouterai les considérations suivantes : si ces muscles avaient pour but d'actionner la radule pendant la préhension des

aliments, ou encore de maintenir le bulbe solidement amarré, ils ne seraient en état de remplir leur rôle que dans les cas où la trompe se trouverait complètement dévaginée, et alors l'animal ne pourrait faire fonctionner sa radule qu'autant que la trompe occuperait une certaine position, toujours la même. Je pense qu'il n'en est pas ainsi, mais qu'au contraire l'animal peut volontairement, dans des limites restreintes il est vrai, proportionner la dévagination de sa trompe à la distance qui le sépare de sa proie.

Comme mécanisme de la radule, Oswald admet une théorie mixte : « Les mouvements de la radule sont produits d'une part par la contraction des muscles propres et d'autre part par les mouvements des cartilages. Par la contraction des rétracteurs communs des cartilages les deux parties antérieures des cartilages se rapprochent, la radule s'élève au-dessus d'eux, en même temps qu'elle est tirée en avant. » Quand la radule est tirée en avant, les cartilages ne se rapprochent pas, c'est le contraire qui se produit ; ils s'écartent ainsi que les dents latérales pour permettre à celles-ci de saisir sa proie.

Les muscles qu'Oswald décrit sous le nom de rétracteurs communs des cartilages ne sont autre chose que les muscles papillaires supérieurs ; par le rôle qu'il leur attribue, sa théorie se rapproche de celle de Cuvier.

Il admet également la théorie d'Huxley, à savoir que, sous l'influence des contractions et des relâchements successifs des rétracteurs dorsaux et ventraux, la radule peut glisser sur les cartilages, à la manière d'une courroie sur une poulie. Nous avons dit ailleurs que ces déplacements sont impossibles par suite de la position constante que le fléchisseur des cartilages occupe par rapport aux rétracteurs dorsaux et ventraux. Ces derniers muscles ne servant pas à rétracter, les noms qui leur sont attribués sont impropres, c'est pourquoi je les ai remplacés par ceux de tenseurs, en tenant compte, en outre, de considérations qui ont été exposées plus haut.

Paravicini (1) (1896) a décrit le bulbe de l'*Helix pomatia* avec beaucoup de détails. Il signale de nombreux muscles nouveaux, surtout extrinsèques; mais, la description qu'il donne n'étant pas accompagnée de figures, il ne m'a pas toujours été facile de déterminer avec certitude la course et les attaches de tous ces muscles, surtout pour les intrinsèques.

Les muscles extrinsèques sont au nombre de neuf; les uns pairs; les autres impairs. Ce sont : le grand protracteur du bulbe, le rétracteur du bulbe, le grand transverse, le petit transverse, le petit protracteur, le muscle du mouvement latéral, le vestibulo-pharyngien, les faisceaux latéraux du bulbe, et enfin des muscles anormaux.

L'auteur aurait pu pousser l'énumération encore plus loin, car je remarque que le grand protracteur du bulbe se divise en deux parties, que le petit protracteur est formé « d'un certain nombre de faisceaux musculaires dont les uns restent libres, tandis que les autres s'anastomosent entre eux, que le grand transverse se divise en deux autres, dont l'externe à lui seul donne 2-3 petits muscles, etc. ». Je n'insiste pas sur la description de ces muscles, dont quelques-uns, de l'aveu de l'auteur, sont « difficilement visibles » et dont « le nombre, la grosseur et la forme sont variables d'un individu à l'autre ». Je ferai seulement deux remarques au sujet de ces muscles intrinsèques :

1° Paravicini reproduit l'erreur de Yung relative au rétracteur du bulbe. Il fait naître de ce muscle des rameaux également musculaires qui se portent sur les colliers nerveux et qu'il nomme « muscles rétracteurs des colliers nerveux ».

2° L'auteur attribue à chaque muscle extrinsèque un rôle particulier dans le mécanisme du bulbe. Les uns tirent le bulbe d'arrière en avant et de haut en bas, les autres d'arrière en avant et de bas en haut, etc.; mais tous tirent le

(1) Paravicini, *loc. cit.*, p. 18-41.

bulbe d'abord d'arrière en avant, et ensuite selon une direction oblique. Il est facile de voir que la résultante de toutes ces forces présente une direction sensiblement horizontale et d'arrière en avant.

Dans l'étude comparative que j'ai faite du bulbe, je n'ai pas cru devoir faire entrer la description détaillée de ces muscles; elle m'aurait fourni de nombreuses pages, sans doute, mais d'une lecture fastidieuse et sans aucun intérêt morphologique, puisque, dans une même espèce, ces muscles sont variables d'un individu à l'autre. Je les ai signalés en bloc et d'une manière générale, comme provenant de la couche de fibres longitudinales superficielles du bulbe, par dédoublement, et j'ai montré, au début de ce chapitre, qu'au-dessous de ces fibres extrinsèques, la couche longitudinale de même sens, ou bien faisait défaut, ou bien était réduite de l'épaisseur du muscle extrinsèque.

Si chacun de ces muscles, pris isolément, est d'une importance médiocre, il n'en est pas de même de leur ensemble. Ce sont eux qui, en se contractant simultanément, font exécuter au bulbe son mouvement de piston d'arrière en avant.

Paravicini divise les muscles intrinsèques en deux groupes: ceux qui s'insèrent sur le cartilage, et ceux qui n'ont aucune relation avec les pièces de soutien. Parmi ces derniers se trouvent :

1° Le muscle triangulaire qui s'étend de la partie supérieure de la mâchoire jusqu'à la partie médiane de la face postérieure du bulbe. Dans ce muscle, il distingue deux couches: l'une superficielle, qui me paraît correspondre aux fibres longitudinales que j'ai représentées par *lbs* (fig. 94); l'autre, profonde, est formée de nombreux faisceaux aplatis longitudinaux et horizontaux. L'auteur a décrit sans doute, comme formant un seul muscle, des fibres appartenant aux deux plans musculaires du bulbe. Sa fonction « est de rapprocher l'extrémité antérieure du bulbe de son extrémité postérieure et d'imprimer ainsi à l'aliment un mouvement de

va-et-vient qui pousse le bol alimentaire à l'œsophage » ;

2° Le papillaire antérieur, que l'auteur décrit comme s'insérant sur le muscle radulaire médian et qui doit correspondre aux fibres de la surface du bulbe, qui passent sur la surface de la papille. Il sert à « tenir la papille en place et, en se contractant, à la tirer en avant ».

Les muscles qui s'insèrent sur le cartilage lingual sont :

1° La membrane papillaire, qu'il décrit avec raison comme étant de nature conjonctive et distincte des muscles sous-jacents ;

2° Le muscle horizontal, qui réunit transversalement et inférieurement les deux cartilages ;

3° Le papillaire postérieur. Il prend naissance sur la portion interne du bord inférieur du cartilage lingual et se porte presque verticalement sur les côtés de la radule. Il paraît correspondre aux fibres longitudinales postérieures du tenseur supérieur médian. Cependant, comme l'auteur dit que ce muscle est très grêle, je ne saurais l'affirmer ;

4° Muscle radulaire médian. Il s'insère postérieurement sur le milieu du bord libre du cartilage et en avant sur le pédicule que forme la radule, au moment où elle s'enfonce dans sa gaine. Il correspond aux radulaires moyens de Loisel et comprend, outre les tenseurs latéraux, des muscles appartenant à la paroi latérale du bulbe. « La contraction de ce muscle fait avancer la radule sur son support, tandis que la contraction du radulaire antérieur et du constricteur pharyngien fait avancer tout le système radulaire. » Les fibres des tenseurs supérieurs étant dirigées d'arrière en avant, leur point fixe étant sur l'extrémité postérieure du cartilage, ces fibres, en se contractant, ne sauraient que tirer la radule d'avant en arrière et non d'arrière en avant ;

5° Le constricteur pharyngien est un muscle puissant qui entoure toute la partie antérieure du bulbe en formant sa paroi ; des faisceaux partis de ce muscle sont inclinés de haut en bas et d'avant en arrière, et s'étendent jusqu'aux cartilages. « L'action du constricteur pharyngien est, comme son

nom l'indique, de contracter le pharynx et de présider aux mouvements de la radule. » L'auteur ne nous dit pas comment;

6° Le muscle radulaire antérieur correspond au muscle de même nom de Loisel, moins les deux faisceaux latéraux que Paravicini a détachés du radulaire pour en faire le grand transverse;

7° Muscle protracteur de la radule. Ces deux muscles, larges et très ténus, correspondent aux tenseurs inférieurs. Ils ont pour rôle « d'imprimer à la partie antérieure de la radule un mouvement d'oscillation de haut en bas ».

Dans les conclusions que l'auteur tire de son travail, je trouve :

1° Que la mâchoire, sous l'effort du constricteur, peut exécuter des mouvements de haut en bas, à la manière d'un couteau, ce qui la rend capable de couper les aliments en lanières. J'ai examiné plus haut le rôle de la mâchoire, je n'y reviendrai pas ici;

2° Que les mouvements du cartilage se font d'arrière en avant sous l'influence du muscle radulaire médian fortement aidé par la contraction du constricteur pharyngien, et nous venons de dire que, sous l'influence du premier de ces muscles, la radule ne saurait se mouvoir qu'en sens inverse;

3° Que les mouvements en arrière sont dus à la contraction du constricteur de la masse buccale et, dans quelques cas, à la contraction du rétracteur du cartilage lingual. « La radule doit suivre les mouvements indiqués ci-dessus parce qu'elle est intimement maintenue aux cartilages sous-jacents » : ce qui signifie, si j'ai bien compris, que les muscles actionnent les cartilages, qui à leur tour entraînent la radule, ce qui est seulement exact pour le fléchisseur des cartilages dont l'auteur ne parle pas;

4° Que, pendant le repas, la lame radulaire et la papille peuvent exécuter des mouvements propres ayant pour but de faire glisser la papille entre les deux cartilages, et que la contraction des parois du bulbe a pour rôle de pousser le

bol alimentaire sur la radule et surtout de lui imprimer un mouvement de va-et-vient qui facilite l'insalivation. Nous nous sommes suffisamment occupés plus haut de ces mouvements de la papille et des brassages du bol alimentaire pour nous dispenser d'y revenir ici.

V. — POCHEs BUCCALES ET POCHEs ŒSOPHAGIENNES.

Dans les formes primitives, les parois du bulbe qui forment le plafond de la cavité buccale, telle que nous l'avons définie au début, présentent de chaque côté de la ligne médiane une dilatation formée par une évagination du plafond buccal. Ces deux saillies constituent les poches buccales. La partie antérieure de l'œsophage, immédiatement en arrière du point où elle s'ouvre dans le bulbe, présente également deux évaginations latérales formant les poches œsophagiennes.

Je me propose d'étudier les modifications éprouvées par ces poches, d'abord dans les Mollusques à muque et de suivre ensuite les transformations qu'elles ont subies dans les Mollusques à trompe sous l'influence des différents allongements.

Plusieurs auteurs, dont les noms seront cités à leur place, ont déjà considéré comme homologues toutes les dilatactions que présente la partie antérieure du tube digestif, les uns chez les Diotocardes, les autres chez les Mollusques à trompe, mais aucun n'a fourni d'arguments suffisants et n'a cherché à expliquer les causes des aspects si variés sous lesquels se présentent ces parties homologues.

1° *Mollusques à muque contractile et non rétractile.* — *Patelle vulgaire.* — Quand on ouvre une Patelle par la face dorsale et qu'on enlève la masse des glandes salivaires, on aperçoit le bulbe auquel fait suite le jabot (fig. 60, Pl. VIII).

Sur le bulbe, un peu en arrière de la commissure cérébroïde, on remarque une partie proéminente, plus large en arrière qu'en avant. Cette saillie présente en son milieu une

ligne sombre (*ls*) et de chaque côté une bande blanche qui correspond à un bourrelet puissant qui fait saillie dans l'intérieur de l'œsophage ; quant à la ligne sombre, elle correspond à la partie non épaissie située entre les deux bourrelets. Le tout se continue en arrière dans le jabot.

De chaque côté de cette saillie médiane, on distingue en avant un corps ovoïde (*pb*), blanc jaunâtre, qui tranche nettement sur les parties environnantes de couleur grise. Sa surface est marquée de légères circonvolutions qui lui donnent un aspect glandulaire. Les deux conduits salivaires de chaque côté pénètrent dans son intérieur, l'interne par la face postérieure, l'externe au tiers environ de sa partie terminale antérieure.

A une certaine distance en arrière de ces saillies buccales, et de chaque côté de la proéminence médiane, on remarque une boursouffure (*pod*) arrondie en avant, élargie en arrière, sur la partie postérieure du bulbe ; elle représente la partie antérieure des poches œsophagiennes. Entre les poches et la proéminence médiane existe de chaque côté un sillon assez profond dans lequel s'engage le canal excréteur (*ci*) de la glande salivaire interne. Le canal est caché complètement par les bords rapprochés de la boursouffure du plafond et de la poche.

Le jabot commence en arrière des poches par une partie rétrécie ; il se rentle ensuite, puis diminue de nouveau pour se continuer sans ligne de démarcation avec l'œsophage proprement dit. Il présente une partie concave faisant face à droite. En avant passe sur lui la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie (*bsi*). La bande sombre et les bourrelets blanchâtres cités plus haut se continuent sur le jabot en passant de droite à gauche.

Il est très facile d'ouvrir le plafond œsophagien, il suffit d'introduire une aiguille dans la région sombre, entre les deux bourrelets et d'exercer une légère traction d'avant en arrière. On constate alors qu'en arrivant dans la région du jabot on est obligé de faire passer l'aiguille de droite à

gauche et de haut en bas, dans le sens indiqué en pointillé sur la figure.

Si on saisit l'extrémité postérieure du jabot, et qu'on la ramène à gauche, en exécutant un mouvement de rotation de 180°, dans le sens du mouvement des aiguilles d'une montre, on obtient la figure 61, Pl. VIII. Le bulbe et le jabot ainsi ouverts présentent assez de symétrie dans les parties qui les constituent.

Gibson (1) dit, en parlant des saillies buccales : « La paroi du pharynx est épaissie par deux masses ovales, d'un blanc jaunâtre, une sur chaque division latérale. Dans ces masses s'ouvrent les quatre conduits salivaires, deux dans chaque masse. » En réalité, les canaux excréteurs traversent les masses ovales et vont s'ouvrir en avant, au fond d'une fente, que je considère comme l'homologue des poches buccales de l'*Haliotide* connues depuis longtemps. Cette fente longitudinale est située en avant des masses ovales, à la face inférieure du bourrelet supérieur (*bsd*), et se continue jusqu'à l'extrémité libre de celui-ci. Les deux bords de la fente ont des aspects différents : l'interne est de couleur blanche, d'aspect glandulaire, marqué de nombreux petits replis transversaux, l'externe a une couleur grise et est dépourvu de replis. En écartant les bords du sillon, on découvre une cavité longitudinale, ouverte en avant et divisée incomplètement en deux autres, par un repli transversal. Dans la cavité postérieure (*pbp*) s'ouvre le canal salivaire de la glande interne, et dans la cavité antérieure (*pba*), plus accentuée que la précédente, s'ouvre le canal excréteur de la glande salivaire externe.

Dans son travail sur l'organisation de la Patelle, Wegmann fait déboucher les conduits salivaires dans la partie antérieure plus profonde « des poches latérales », c'est-à-dire des poches œsophagiennes.

Le plafond œsophagien présente, comme on l'a déjà dit,

(1) Gibson, *loc. cit.*, p. 607.

deux bourrelets puissants (*bsd*, *bsg*) qui laissent entre eux un sillon étroit dont le fond correspond à la ligne sombre (*ls*, fig. 60, Pl. VIII). Sur le plancher de cette même région, on observe une membrane de forme triangulaire (*mt*) à base épaissie dirigée en avant, et se rattachant aux parois du bulbe, dans la région située au-dessous de la partie postérieure des poches buccales. La lame triangulaire montre de chaque côté un bourrelet (*bi*) plus petit que le bourrelet supérieur du même côté. Après s'être rapprochés en arrière, les deux bourrelets inférieurs se continuent, comme les supérieurs, jusqu'à la partie postérieure du jabot. La surface du triangle est marquée de petits replis transversaux sensiblement parallèles entre eux. Chez certains Rhipidoglosses, ces replis transversaux prennent un développement énorme et donnent les formations que l'on désigne sous les noms de languettes ou de luettes inférieures de l'œsophage.

Entre les bourrelets supérieur et inférieur de chaque côté, existent les évaginations de l'œsophage qui forment les poches œsophagiennes. Chacune d'elles présente une partie principale, large, située en arrière du bulbe, une partie étroite située sur le bulbe et se continuant en avant jusque dans le voisinage des poches buccales, et enfin une troisième partie qui s'applique contre la face postérieure du bulbe et s'engage même un peu sous la face inférieure de celui-ci. Les deux poches œsophagiennes, situées latéralement, communiquent entre elles sur la ligne médiane, par les fentes ménagées entre les bourrelets supérieur et inférieur de chaque côté. Leur intérieur contient de nombreux replis secondaires, blanchâtres, distribués sans beaucoup de régularité, mais à mesure qu'on se rapproche du jabot ces replis tendent à prendre une direction transversale et leurs dimensions augmentent.

On désigne sous le nom de jabot, dans la Patelle, la région comprise entre le rétrécissement que présente l'œsophage en arrière du bulbe et la partie postérieure du renflement, où l'œsophage a pris une forme cylindrique. Cette distinc-

tion, basée sur un caractère purement externe, n'est pas justifiée par la structure interne, qui est la reproduction des parties situées plus avant. Aussi je considère ce jabot comme représentant la partie postérieure des poches œsophagiennes ; on retrouve dans son intérieur les quatre bourrelets de la région précédente, mais plus rapprochés deux à deux sur la ligne médiane. Ils exécutent, comme on l'a vu, un mouvement de torsion de 180°. Les replis secondaires sont mieux développés et ordonnés transversalement du bourrelet inférieur au bourrelet supérieur de chaque côté. Ceux du côté droit s'étendent plus loin en arrière que ceux du côté gauche : on en compte trente à droite et vingt-cinq à gauche.

La partie de l'œsophage qui fait suite au jabot présente dans son intérieur des replis d'une seule sorte, tous longitudinaux.

Cuvier (1) a donné une description du jabot : « Le pharynx est dilaté, et ses parois, comme dans l'Haliotide, ont trois replis saillants et finement plissés en travers, de manière à pouvoir se dilater dans tous les sens. » Ray Lancaster (2) confirme la description de Cuvier et ajoute que les replis du jabot le font ressembler à un estomac de Ruminant. Gibson (3) dit que le pharynx, cette partie antérieure de l'œsophage, est divisé en trois chambres par trois replis longitudinaux. Wegmann (4), est de tous les auteurs, celui qui donne la description la plus exacte du jabot. « Des bandelettes dorsales et ventrales formées par des paires de lames saillantes constituent un raphé antérieur et postérieur ; entre les deux raphés s'élèvent de chaque côté de nombreuses lamelles transversales qui donnent un aspect feuilleté à cette partie du tube digestif. » Il signale également la torsion de ces bandelettes de droite à gauche, mais, comme les auteurs précédents, il a méconnu l'existence des poches buccales et a

(1) Cuvier, *Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Mollusques*.

(2) Ray Lancaster, *On some undescribed points in the anatomy of the limpe* (*An. and Mag. of nat. hist.*, vol. XX, 1867).

(3) Gibson, *loc. cit.*, p. 611.

(4) Wegmann, *loc. cit.*, p. 277.

décrit le jabot comme distinct des poches œsophagiennes, qu'il nomme « poches latérales ». Bela Haller (1) décrit chez les Prosobranches, sous le nom général de « Vorderdarmerweiterung » toute dilatation de l'œsophage, « Vorderdarm », comprise entre le canal buccal, « Munddarm », et l'estomac, « Magendarm », et il considère comme homologue au double point de vue morphologique et physiologique le Vorderdarmerweiterung des Patelles et des Rhipidoglosses en général, de la glande à sucre « Zuckerdrüse » des Placophores. Chez tous, ajoute l'auteur, l'épithélium est caractérisé par sa propriété de transformer l'amidon en glucose.

Chiton magellanicus. — Sur la partie antérieure du bulbe qui correspond au plafond de la cavité buccale, on trouve deux paires d'organes sacciformes. La paire antérieure est plus petite que la postérieure. Cette dernière s'ouvre dans la cavité buccale par un orifice très large. Si on se reporte aux relations qui existent entre les canaux salivaires et les poches buccales chez Patelle et surtout, comme nous le verrons dans la suite, chez les Rhipidoglosses, on peut homologuer la première paire d'organes sacciformes avec les glandes salivaires et la seconde avec les poches buccales.

En arrière s'observent les poches œsophagiennes ou glandes à sucre de B. Haller ; elles s'ouvrent dans la partie antérieure de l'œsophage, chacune par un orifice en forme de boutonnière longitudinale dont les bords supérieur et inférieur sont limités par un bourrelet blanc jaunâtre.

L'œsophage est court et présente très nettement un indice de torsion à gauche. Il se termine dans une poche très vaste sur laquelle repose la longue gaine radulaire. La position de celle-ci, à droite de l'œsophage et au-dessus de l'estomac, est une autre preuve de la torsion à gauche de cette partie antérieure du tube digestif et par suite l'indication d'un commencement d'asymétrie.

Haliotide. — A première vue l'aspect de la partie anté-

(1) Bela Haller, *loc. cit.*, p. 41.

rière du tube digestif paraît différente de ce que nous avons rencontré dans la Patelle. Cela tient à ce que les poches œsophagiennes prennent ici un développement énorme et cachent la région qui correspond aux bourrelets supérieurs de l'œsophage.

La partie supérieure, grisâtre (*ls*, fig. 62, Pl. VIII), qui fait saillie sur le bulbe, correspond à la ligne sombre (*ls*) de la Patelle; elle surplombe les parties latérales et se poursuit en arrière en tournant à gauche. De chaque côté de sa partie antérieure se trouvent les poches buccales (*pb*), très grosses; elles commencent à une certaine distance de la partie antérieure du plafond et se continuent en arrière, jusqu'au point où la portion médiane se coude à gauche. Leurs bords antérieur et postérieur sont arrondis, leur face externe est parallèle à la ligne médiane, leur couleur est d'un blanc laiteux et leur surface est marquée de nombreuses circonvolutions qui leur donnent un aspect nettement glandulaire. Les glandes salivaires, de couleur jaunâtre, sont placées en avant des poches buccales, de chaque côté de la ligne médiane du corps.

De chaque côté des poches buccales et en contact avec elles, se trouvent les prolongements antérieurs des poches œsophagiennes (*pro, pro'*), qui, en avant, viennent s'appliquer contre la face postérieure des glandes salivaires. En arrière et intérieurement, elles s'appuient contre la ligne saillante sombre. Leur couleur est d'un gris sale, avec de nombreuses granulations blanchâtres, qui ne sont autre chose que les bases des papilles qui font saillie dans l'intérieur des poches. La poche droite est plus développée que la gauche, elle s'étend plus loin en avant que cette dernière. Dans sa partie antérieure, elle est placée à droite au-dessus du bulbe, dans sa partie moyenne, elle occupe la ligne médiane, et dans sa région postérieure elle se trouve placée à gauche et dans un plan inférieur. Le mouvement de torsion est donc évident, déjà de l'extérieur. A une certaine distance du bulbe on voit passer transversalement sur les poches la branche sus-intes-

finale de la chiasstoneurie (*bsi*). La poche droite ne se rattache pas à l'œsophage contre la ligne sombre; on peut en effet rejeter cette poche à droite et constater que l'évagination s'est produite plus bas. La partie de l'œsophage ainsi mise à découvert est blanche, épaisse et correspond au bourrelet supérieur droit. Ce bourrelet se continue en avant jusqu'à la poche buccale.

La figure 63, Pl. VIII, montre l'œsophage ouvert longitudinalement; la section ayant été faite à travers la poche droite, et tout le plafond ainsi détaché ayant été rabattu à gauche.

L'espace compris entre les deux poches buccales est considérable relativement à ce que l'on observe dans la Patelle. Les poches buccales sont très fortes, profondes, à bords épais, blancs, plissés transversalement, les plis se continuant dans l'intérieur des poches. En avant et à l'extérieur de la poche proprement dite existe une poche secondaire beaucoup plus petite, moins profonde, au fond de laquelle débouche le canal excréteur de la glande salivaire correspondante. La poche est donc double comme dans Patelle et ses rapports avec les canaux excréteurs des glandes salivaires sont les mêmes que chez ce Mollusque.

Le plafond se continue en arrière par une languette de forme triangulaire (*as*) dont la base, placée en avant, s'étend jusqu'aux bords postérieurs des poches buccales. Au-dessus de la languette et dans le prolongement de chaque poche buccale, se détachent les bourrelets supérieurs (*bsd, bsg*). Le bourrelet droit est dirigé d'avant en arrière et de droite à gauche; le gauche, plus court, se dirige de haut en bas et de gauche à droite. Nous retrouvons ainsi, à l'intérieur, la preuve du mouvement de torsion déjà visible de l'extérieur. Les gros bourrelets longitudinaux sont garnis de nombreux replis secondaires transversaux serrés les uns contre les autres et rappellent par leur arrangement, leur forme, leur couleur brune, les replis secondaires du jabot de la Patelle. Entre ces deux bourrelets supérieurs on observe une dé-

pression garnie également de replis secondaires de même nature, mais dirigés obliquement d'avant en arrière.

Le plancher de l'œsophage est recouvert en partie par une autre languette triangulaire (*ai*) dont les extrémités de la base tournée en avant se rattachent aux parois latérales du bulbe qui sont situées au-dessous des poches buccales. Au-dessous de la partie postérieure libre de la languette inférieure, naît un gros bourrelet longitudinal (*bi*) dont les bords latéraux antérieurs viennent se perdre en arrière et au-dessous des poches buccales de chaque côté. Ce bourrelet se dirige d'avant en arrière et de droite à gauche, exécutant ainsi un mouvement de torsion de 180°. Il correspond aux deux bourrelets inférieurs de la Patelle. Comme indice de dualité il présente sur sa ligne médiane une région lisse, de laquelle se détachent à droite et à gauche des replis secondaires transversaux semblables à ceux que l'on observe dans la Patelle. Ceux de droite vont plus loin en arrière que ceux de gauche comme dans Patelle. Les poches commencent au même point que dans Patelle, c'est-à-dire en arrière des muscles qui rattachent la partie antérieure du plancher œsophagien aux parois du bulbe ; les quatre bourrelets se continuent en arrière jusqu'à la partie postérieure des poches. Celle de droite est plus développée que celle de gauche et s'étend plus loin en arrière et en avant. Dans leur partie antérieure, elles reposent sur la face supérieure du bulbe, s'étendent sur ses faces latérales et pénètrent même un peu au-dessous de sa face inférieure. En arrière, celle de droite devient en grande partie supérieure et celle de gauche devient inférieure. Quant à leur intérieur, il est garni de papilles auxquelles Wegmann et Haller attribuent un rôle glandulaire.

Wegmann (1) a décrit les poches buccales de l'Haliotide sous le nom de poches linguales ; il a décrit également les poches œsophagiennes (jabots latéraux). Il dit, en parlant de

(1) Wegmann, *loc. cit.*

ces derniers, que « cette partie antérieure de l'œsophage est remarquable par une multitude de bourrelets transversaux ou obliques », mais il ne remarque pas que ces bourrelets transversaux ou obliques sont placés sur des bourrelets longitudinaux plus gros. Son attention n'a pas été fixée davantage sur le mouvement de torsion de cette région antérieure de l'œsophage, mouvement qu'on observe aussi dans Patelle.

Parmophore. — En arrière de la commissure cérébroïde, on observe la saillie médiane œsophagienne. De chaque côté de sa partie antérieure se trouve la saillie de la poche buccale, beaucoup plus petite ici que dans les genres précédents. Dans la partie antérieure de la poche débouche la glande salivaire, très ramifiée.

Les poches œsophagiennes occupent la position ordinaire ; elles s'étendent assez loin en arrière, et, en avant, elles envoient des prolongements sur les faces latéro-postérieures du bulbe. Les deux languettes existent et présentent des dimensions à peu près égales. Les quatre bourrelets naissent deux à deux derrière les languettes et sont beaucoup plus développés et plus indépendants les uns des autres que dans l'*Haliotide*. Ils ont chacun la forme d'un rectangle, fixé par l'un de ses grands côtés à la paroi œsophagienne, l'autre côté étant libre et flottant. L'ensemble des deux bourrelets inférieurs forme une gouttière à concavité supérieure et les deux bourrelets du haut forment une autre gouttière à concavité inférieure. Les bords internes de la gouttière supérieure s'appuient contre les bords externes de la gouttière inférieure. Il en résulte que cette partie du tube digestif est nettement divisée en deux parties : l'une devant servir à conduire l'aliment, l'autre devant fonctionner comme organe glandulaire. Les faces internes des gouttières sont garnies de replis transversaux, tandis que les faces externes sont recouvertes de papilles comme l'intérieur des poches. En arrière les gouttières occupent des positions inverses par suite du mouvement de torsion de 180°.

Fissurella concinna. — La saillie médiane ressemble à celle de l'Haliotide : sauf la taille qui est moindre, ses faces latérales étalées reposent sur les poches buccales et les cachent en partie. En avant de celles-ci débouchent, comme d'ordinaire, les canaux excréteurs des glandes salivaires. Chaque poche buccale comprend deux parties communiquant entre elles par un sillon peu profond ; la partie postérieure a des parois épaisses, blanches, d'aspect glandulaire avec de nombreux replis internes ; l'antérieure présente au contraire des parois minces presque transparentes, sans replis internes. Au fond de celle-ci débouche le canal excréteur de la glande salivaire.

Les poches œsophagiennes s'étendent moins loin en arrière que dans l'Haliotide et le Parmophore. Les deux bourrelets supérieurs présentent la même position que dans les genres précédents, leur mouvement de torsion est aussi manifeste, mais il n'existe qu'un seul bourrelet inférieur et sa surface est marquée de replis transversaux. Il est recouvert d'une languette plus longue, mais moins large que celle de l'Haliotide ; la languette supérieure est plus courte que l'inférieure. La poche gauche est tapissée intérieurement de nombreuses papilles sur toute sa surface, tandis que la poche droite est différenciée en deux parties : l'une antérieure garnie de papilles, l'autre postérieure pourvue de replis dirigés un peu obliquement et allant d'un bourrelet à l'autre. Cette partie postérieure rappelle la structure du jabot de Patelle.

Boutan (1) ne fait pas mention des poches buccales. Il signale les poches œsophagiennes, mais les bourrelets ne paraissent pas avoir attiré son attention ; il n'établit pas de distinction entre les bourrelets qui appartiennent en propre à l'œsophage et les poches, qui sont des évaginations de la région située entre les bourrelets de chaque côté. L'intérieur des poches, dit-il, « est en grande partie obstrué par une mul-

(1) Boutan, *loc. cit.*

litude d'arborescences qui forment de nombreux culs-de-sac et en augmentent beaucoup la surface totale ».

Bela Haller (1), dans le travail cité précédemment, ne fait mention nulle part des poches buccales. Au sujet des poches œsophagiennes, il dit « que le Vorderdarmweiterung d'Haliotide et de Fissurelle est le même que celui de *Cemoria* ». Dans ce dernier genre l'auteur signale un repli vertical issu de la face ventrale de l'œsophage et qui sépare les deux sacs. D'après la position différente du « Vorderdarmweiterung », les sacs peuvent être plus vers la droite ou vers la gauche, et la lumière de l'un est tantôt plus grande, tantôt plus petite que celle de l'autre.

Relativement au nombre des bourrelets et à leur position, il y aurait une différence assez grande entre Haliotide et Fissurelle d'une part et *Cemoria* d'autre part : mais je pense que cette différence est plus apparente que réelle. Je remarque d'abord que la coupe 138 de l'auteur passe assez loin en arrière, puisqu'elle comprend le cœur et les reins ; ensuite le repli vertical issu de la face ventrale se montre dès sa base composé de deux parties. Cette double remarque, jointe à celle que fait l'auteur relativement à la position et à la dimension des sacs, me fait supposer que dans *Cemoria* il existe aussi deux bourrelets supérieurs et distincts en avant, mais qui, en arrière, par suite du mouvement de torsion, sont venus se placer inférieurement et se fusionner en partie.

Turbo coronatus. — La face supérieure du bulbe présente toujours les mêmes parties : la saillie médiane, courte mais assez large ; les saillies latérales des poches buccales, très fortes, réniformes, le tout situé immédiatement en arrière de la commissure cérébroïde. À l'extérieur des poches buccales se trouvent les glandes salivaires, représentées chacune par une touffe de tubes plus ou moins ramifiés, qui tous débouchent dans un canal commun très court dont la partie

(1) Bela Haller, *loc. cit.*, p. 104.

antérieure renflée s'ouvre dans la partie antérieure de chaque poche buccale.

L'ensemble des poches œsophagiennes et de l'œsophage forme une masse allongée, plus large en avant qu'en arrière et assez régulièrement conique; on n'observe plus de prolongements ou de boursoufflures des poches sur les faces latérales du bulbe et pas davantage sous la face postérieure de celui-ci.

L'examen interne nous montre entre les deux poches buccales une région mince transparente, dans le prolongement de laquelle se trouve en arrière une languette supérieure qui a la forme d'un demi-cercle. Les deux bourrelets supérieurs, situés dans le prolongement des poches buccales, sont bien développés, le droit un peu plus long que le gauche, et tous deux, tordus de 180°, sont garnis de replis transversaux. A la face inférieure, au-dessous d'une courte languette, en forme de demi-lune, comme celle de la face supérieure, se détache le bourrelet inférieur, dont la face supérieure porte, comme signe de dualité, deux séries de replis, obliques dans deux directions. La série des replis de droite se poursuit, comme toujours, plus loin en arrière que la série des replis de gauche; du reste les replis de gauche sont cachés en partie par suite de la torsion à gauche. La face externe des bourrelets, c'est-à-dire celle qui est tournée du côté des poches, est garnie de papilles, comme le reste des poches.

Trochus zyziphinus. — Je n'ai eu à ma disposition qu'un exemplaire de *T. zyziphinus* assez mal conservé. J'ai pu observer toutefois que les poches œsophagiennes sont aussi bien développées que dans les Turbos, mais elles présentent intérieurement une différence assez légère à laquelle j'attache une certaine importance.

Les deux bourrelets supérieurs, toujours tordus de 180°, sont plus puissants que dans *Turbo*; par contre le bourrelet inférieur est fort réduit. La face interne des bourrelets supérieurs est plissée et dépourvue de papilles, tandis que la

face externe en est garnie. Du reste cette différence, qu'on observe sur les deux faces, est générale ; la face interne, pouvant être considérée comme faisant partie du canal incomplet que doivent suivre les aliments, est toujours différenciée de la face externe, que l'on peut considérer au contraire comme faisant partie des poches et par suite comme ayant à remplir un rôle différent, probablement glandulaire. Dans la région antérieure du bourrelet inférieur, il n'y a pas non plus de papilles, mais en arrière, à l'endroit où cesse ce bourrelet, les papilles existent et on peut dire que les deux poches sont réunies en une seule. A cet endroit, l'œsophage est donc divisé en deux parties par les bourrelets supérieurs ; une de ces parties est pourvue de papilles, l'autre en est dépourvue et doit servir seule au passage de la nourriture. Grâce au mouvement de torsion de 180°, la partie glandulaire qui appartient morphologiquement à la face inférieure de l'œsophage occupe en arrière la face supérieure. Le développement exagéré des bourrelets supérieurs et la ligne spirale qu'ils forment permettent aux aliments de suivre la gouttière qu'ils limitent entre eux. Je reviendrai plus loin sur cette disposition pour expliquer le jabot de certains Prosobranches à trompe.

Haller, au sujet du Vorderdarmweiterung des Turbos et des Troques dit qu'il est en tout semblable à celui de *Cemoria*. C'est dire que son attention n'a pas été attirée par la constance des bourrelets et par leur mouvement de torsion de 180°, caractères d'une importance capitale pour suivre les transformations des poches œsophagiennes dans les types plus élevés de la série des Prosobranches.

Néritidés. — Les poches buccales et œsophagiennes présentent les mêmes caractères chez Nérite et Navicelle. Je décrirai seulement ces organes chez *Nerita plexa*.

Le bulbe est très long par rapport à sa largeur (fig. 53, Pl. VI) ; la commissure cérébroïde passe sur sa partie antérieure. Immédiatement en arrière se trouvent les poches buccales hémisphériques (*pb*), dans leur intérieur débouchent les

longs canaux excréteurs de deux glandes salivaires (*gls*) situées fort loin en arrière, en contact avec l'estomac. Le plafond œsophagien est large surtout en avant, où il envoie une boursouffure médiane (*bsm*), de forme triangulaire, entre les deux poches buccales, et deux boursouffures latérales (*bsl*, *bsl'*), qui viennent s'étaler derrière les poches buccales. Ces deux dernières boursouffures représentent les parties antérieures des poches œsophagiennes et rappellent ce que nous avons vu chez Patelle, avec une exagération sensible, puisque les boursouffures latérales de Nérite atteignent les poches buccales. Sur la ligne médiane, le plafond œsophagien présente trois sillons : un médian (*ls*) et deux latéraux *sl/d*, *sl/g*, qui divisent cette région en quatre bandes longitudinales symétriques deux à deux, par rapport au sillon médian (*ls*). Les bandes internes correspondent aux bourrelets supérieurs et les bandes externes, de couleur plus sombre, ne sont autre chose que les parties antérieures des poches œsophagiennes. Déjà, de l'extérieur, on remarque que les deux bandes externes se continuent en arrière dans deux grosses masses (*pod*, *pog*) qui représentent évidemment les régions postérieures des poches œsophagiennes. Celles-ci sont placées sur la face supéro-postérieure du bulbe, dépassent à peine celui-ci en arrière ; cependant elles se réfléchissent vers le bas et entourent la gaine radulaire, au-dessous de laquelle elles entrent en contact.

Le plafond œsophagien étant ouvert, on remarque que les poches buccales sont réduites et ne présentent plus chacune qu'une seule cavité dans l'intérieur de laquelle débouche le canal salivaire correspondant. On retrouve les quatre bourrelets longitudinaux ; en avant ils prennent toujours naissance au même point en arrière des poches buccales ; ils limitent entre eux deux à deux, de chaque côté, l'entrée des poches œsophagiennes et se terminent tous les quatre immédiatement en arrière des dilatations (*pod*, *pog*). La partie antérieure des poches œsophagiennes, celle qui est située sur le bulbe, présente des parois minces et lisses à l'inté-

rier; en arrière les parois s'épaississent pour former les expansions (*pod, pog*) et leur intérieur est garni de nombreux replis d'un blanc jaunâtre.

Bergh (1) a déjà entrevu les poches œsophagiennes dans *Nerita peloronta*. Le pharynx, dit-il, « s'élargit dans sa partie postérieure en un sac assez court qui s'étend sur la gaine radulaire et l'entoure presque d'un anneau, tandis qu'il s'applique intérieurement sur le bord postérieur du bulbe ».

Bela Haller (2) parle aussi de ce sac, dont les parties latérales s'étendent derrière la masse buccale et se continuent ventralement sous la gaine radulaire. Il homologue ce « Vorderdarmweiterung » très réduit à celui des autres Rhipidoglosses. L'auteur signale en outre comme se rattachant au « Vorderdarm » une glande qui lui paraît être une anomalie morphologique. Nous avons vu plus haut, en effet, que cette prétendue glande n'est autre chose que l'aorte antérieure.

Je reviens à la figure 53, Pl. VI. En quittant le plafond buccal l'œsophage forme un coude très prononcé; il se dirige d'abord brusquement à gauche, puis de nouveau retourne à droite pour se poursuivre ensuite en ligne droite jusqu'à l'estomac. Ce mouvement de torsion se produit déjà dans la partie de l'œsophage située au-dessus de la région postérieure du bulbe, c'est-à-dire au niveau de la partie postérieure des poches œsophagiennes. En arrière et au-dessous de l'œsophage se trouve la partie antérieure de l'aorte; elle décrit le même coude que l'œsophage et, plus en arrière, elle vient se placer à gauche de ce dernier. Dans le coude que décrit l'artère en avant elle passe ainsi sur l'œsophage, de gauche à droite et d'arrière en avant. Entre l'œsophage et l'artère, dans la région tordue que ces organes présentent en commun, passe la branche sus-intestinale de la chiastoneurie (*bsi*). Nerf, œsophage et artère sont intimement réunis par un tissu conjonctif abon-

(1) Bergh, *Die Titiscanien*, loc. cit., p. 49.

(2) B. Haller, loc. cit., p. 431.

dant, pigmenté de noir, qui rend leur séparation difficile.

Il importe de faire remarquer dès maintenant la relation qui existe entre les poches œsophagiennes, la branche sus-intestinale de la chiasoneurie et l'aorte antérieure. Chez Patelle, Fissurelle, Haliotide, Turbo, Troque, la branche sus-intestinale passe obliquement en écharpe, sur les poches œsophagiennes, et atteint à gauche le point où le manteau se rattache aux parois du corps, c'est-à-dire que le nerf passe sur la partie antérieure des poches. On peut dire alors que celles-ci sont comprises entre l'aorte et la branche supérieure de la chiasoneurie. Dans ces mêmes formes primitives, nous avons trouvé, dans tous les cas, soit à la surface des poches, soit dans leur intérieur, une preuve incontestable de leur mouvement de torsion de 180° . Nous avons vu aussi que les poches commencent toujours au même point en avant, et que, quand elles se raccourcissent, c'est seulement aux dépens de la partie postérieure. Dans cette marche régressive de la partie postérieure des poches, la branche sus-intestinale conserve sensiblement sa position primitive ; elle devient seulement moins oblique, tandis que l'artère s'avance de plus en plus.

Chez les Diolocardes, la région des poches étant toujours tordue, on peut dire que la distance qui sépare le nerf de l'aorte mesure la longueur de la torsion. Chez les formes primitives, la torsion s'est produite sur une assez grande longueur, tandis que chez les Nérilidés elle s'est produite presque tout entière dans un plan transversal situé immédiatement en arrière du bulbe.

Il est difficile de dire si cette régression des poches d'arrière en avant s'est produite après la torsion, mais il me paraît plus commode de déterminer la cause de cette réduction. Si nous remarquons que chez les Nérilidés les intestins ont conservé le grand développement qu'ils présentent chez les formes primitives, mais que d'autre part le tortillon très réduit est devenu insuffisant pour loger la masse des viscères, nous pouvons admettre que les intestins se sont dépla-

cés d'arrière en avant, qu'ils ont exercé une poussée sur les organes de la cavité antérieure et que cette poussée n'a pas été étrangère au déplacement de l'aorte et à la réduction des poches. Nous avons la preuve de cette marche en avant des intestins par les nombreuses circonvolutions intestinales que l'on rencontre dans la cavité antérieure, appliquées contre la face postérieure du bulbe et par suite contre la face postérieure des poches œsophagiennes, circonvolutions qui recouvrent toute la partie antérieure de l'œsophage ainsi que les glandes salivaires placées de chaque côté de ce dernier (1).

2° *Monotocardes à mufle de Diotocarde*. — On peut diviser les Monotocardes en deux sous-groupes ; ceux qui sont pourvus d'un mufle semblable à celui des Diotocardes, et ceux qui sont armés d'un mufle plus ou moins rétractile ou d'une trompe.

Parmi les premiers on rencontre deux types que les naturalistes s'accordent à ranger à la base du groupe tout entier ; le Cyclophore et l'Ampullaire. C'est donc par ces formes que je commencerai l'étude des Monotocardes.

Cyclophorus volvulus. — La figure 64, Pl. VIII, représente la cavité antérieure ouverte avec les organes qu'elle contient. En arrière du bulbe, et de chaque côté de l'œsophage, apparaît une saillie arrondie (*pod*) en contact avec la face postérieure du bulbe, et en grande partie recouverte par les glandes salivaires (*g/s*). Ces saillies représentent les poches œsophagiennes ou plutôt les parties postérieures de celles-ci. Les glandes salivaires sont énormes, blanchâtres et s'étendent fort loin en arrière. Elles sont contournées de telle sorte que la glande droite présente sa partie antérieure au-dessus de l'œsophage et sa pointe postérieure à gauche. L'inverse a lieu pour la glande gauche dont l'extrémité postérieure se voit à droite au-dessous de l'œsophage et de l'aorte antérieure. La partie de l'œsophage comprise entre

(1) Je ne connais pas d'autre Prosobranchie montrant cette relation des glandes salivaires avec les intestins.

les glandes salivaires subit également ce mouvement de torsion à gauche. Dans la masse des glandes salivaires passe la branche sus-intestinale de la chiasstœurie (*bsi*) et immédiatement en arrière de celle-ci se trouve l'aorte antérieure, qui passe sur l'œsophage de gauche à droite et d'arrière en avant.

Nous remarquons ici le même phénomène de torsion que chez les Diotocardes, avec les mêmes organes tordus ; nerf, artère, tube digestif et en plus les glandes salivaires. Il y a une différence toutefois ; c'est que les poches sont en avant de la région tordue. On peut expliquer cette différence de deux manières.

1° La région de torsion s'est déplacée d'avant en arrière. Mais nous remarquons que la branche sus-intestinale et surtout le ganglion sus-intestinal occupent leur position constante dans le voisinage du manteau, position qui est la même ici que chez les Diotocardes.

2° Après la torsion, un allongement de la partie antérieure du corps, située immédiatement en arrière des tentacules, s'est produit, entraînant le bulbe qui, à son tour, a entraîné les poches et la partie antérieure de l'œsophage. Cette deuxième hypothèse est confirmée par la forme externe de l'animal. La distance qui sépare les tentacules du bord antérieur du manteau est relativement considérable chez le Cyclophore, tandis que chez les Diotocardes et surtout chez les Nérítidés le bord du manteau est toujours très près des tentacules.

Si on dégage la glande salivaire droite et qu'on la rejette de côté, on voit que son gros canal excréteur aborde l'œsophage et paraît pénétrer dans son intérieur, mais il est facile de le séparer de ce dernier et de constater qu'il s'engage au-dessous d'un bourrelet latéral supérieur de l'œsophage, sous lequel il reste jusqu'à la face supérieure du bulbe. La position de ce canal excréteur est identique à celle que nous avons constatée pour le canal excréteur de la glande interne de Patelle. Sous le bourrelet, le canal excré-

teur est accompagné d'un rameau artériel se rendant également au bulbe, ce qui nous indique qu'ici comme chez *Helix* le bulbe reçoit du sang par deux voies différentes. Le rameau artériel lui-même est une branche d'une artère plus grosse, issue de l'aorte, branche qui irrigue en même temps l'œsophage, les glandes salivaires et les poches.

Les poches œsophagiennes (fig. 55, Pl. VII) se détachent de l'œsophage, à 2 millimètres environ de la partie antérieure de celui-ci, par une partie pédonculée longue d'environ 1 millimètre qui conduit dans une deuxième partie qui est dilatée. La dilatation de gauche est plus forte que celle de droite et sa forme est également différente. Celle de gauche est réniforme et le pédoncule s'unit à elle dans la région du hile, mais un peu en avant de son milieu. Celle de droite a la forme d'une massue dont le gros bout, dirigé en avant, est en rapport latéralement avec le pédoncule.

Le bulbe étant ouvert (fig. 65, Pl. VIII) on voit les orifices O et O' des poches dans l'œsophage, mais on remarque en même temps, et ceci est important, que les poches ne se composent pas seulement des parties que nous venons de décrire et qui sont visibles de l'extérieur. On retrouve les quatre bourrelets avec tous les caractères qu'ils présentent chez les Diotocardes; les deux bourrelets d'un même côté sont réunis entre eux par une membrane mince et lisse formant une gouttière renversée qui conduit directement dans la partie externe visible des poches. Cette gouttière est évidemment l'homologue des boursouflures que l'on rencontre sur le bulbe de *Nérite*, de *Navicelle* et doit être considérée comme représentant la partie antérieure des poches œsophagiennes. Les parties postérieures sont garnies intérieurement de nombreux replis glandulaires qui rappellent ce que l'on observe dans les mêmes régions de ces organes chez *Nérite*. Entre les deux bourrelets inférieurs existe une membrane plissée transversalement qui rappelle la languette inférieure des Diotocardes.

Dans la partie tout à fait antérieure du bourrelet supé-

rieur, on remarque une petite excavation dans le fond de laquelle s'ouvre le canal excréteur de la glande salivaire correspondante. Par sa position cette dépression peut être homologuée à la poche buccale des Diotocardes.

Je ne connais pas de travail faisant mention des différentes poches du Cyclophore.

Ampullaridés. — J'ai étudié dans cette famille un genre dextre, l'*Ampullaria insularium*, et un genre sénestre, le *Lanistes bolteniana*.

Ampullaria insularium. — Derrière le bulbe, très fort, globuleux, existent deux masses rectangulaires blanches, séparées en avant, superposées en arrière, celle de droite reposant sur celle de gauche. Ce sont les glandes salivaires (*gls*, fig. 68, Pl. IX). Leur bord antérieur est épais, leurs angles arrondis, leur bord postérieur aminci, fortement déchiqueté. Sous la partie antérieure des glandes salivaires mais sur leurs canaux excréteurs, passe la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie (*bsi*). Elle occupe ici la même position que chez les Diotocardes, c'est-à-dire qu'elle est très rapprochée du bulbe. En arrière des glandes salivaires nous trouvons ensuite une région cylindrique très forte, le jabot (*J*), à la surface duquel on observe l'aorte antérieure (*ao*) qui s'étend obliquement d'avant en arrière et de gauche à droite. L'œsophage se rétrécit ensuite et se dirige vers la droite.

Sous le bord externe de la glande salivaire droite, on remarque une saillie (*pod*) qui paraît faire partie de la glande, mais qui s'en distingue déjà par sa couleur jaunâtre, tandis que la glande est de couleur blanche. Cette saillie appartient à la poche œsophagienne droite.

En détachant avec précaution la glande salivaire des parties sous-jacentes, et en rejetant cette glande de côté, on a les positions relatives du jabot, de la glande et de la poche œsophagienne (fig. 66, Pl. VIII). Cette dissection est assez délicate parce que la face inférieure de la glande est pourvue de nombreux lobules qui s'engagent dans les inter-

valles laissés entre les autres parties, et que ces intervalles sont comblés à leur tour par un tissu conjonctif abondant qui relie les organes aux ramifications glandulaires.

L'œsophage prend naissance en arrière du bulbe, sur sa face supérieure. On n'observe pas ici, comme chez les *Diolecardes*, un prolongement de l'œsophage sur le bulbe ; aussi les ganglions buccaux (*Gb*) sont-ils placés sur la face postérieure du bulbe. Après un trajet de 5-6 millimètres avec une forme cylindrique régulière, l'œsophage se renfle brusquement pour former l'énorme jabot, qui présente sur sa face supérieure une bande blanche, à parois résistantes, contournée de droite à gauche d'avant en arrière et qui fait suite à la partie supérieure de l'œsophage. On voit par là que toutes les faces de l'œsophage n'ont pas contribué également à la formation du jabot, et que l'on peut considérer celui-ci comme une dilatation produite sur sa face inférieure. Sa partie antérieure dilatée donne une évagination qui s'engage sous l'œsophage et qui se poursuit jusqu'à la partie postérieure du bulbe.

Les poches œsophagiennes se détachent de l'œsophage, en arrière des ganglions buccaux, à une très faible distance de ceux-ci. Elles sont couchées sur le prolongement antérieur du jabot et recouvertes par les glandes salivaires, ce qui fait qu'elles ne sont pas visibles de l'extérieur sans dissociation, quelle que soit la face œsophagienne que l'on observe. Elles ont la forme d'une massue, assez longuement pédonculée, de couleur jaune, à bords festonnés. Au point où le pédoncule aborde l'œsophage il existe, comme dans le *Cyclophore*, un bourrelet longitudinal, qui non seulement fait saillie à l'intérieur de l'œsophage, mais encore à l'extérieur ; la saillie externe de ce bourrelet forme avec la paroi œsophagienne située immédiatement au-dessous une sorte de sillon dans lequel s'engagent le canal excréteur salivaire, le nerf œsophagien qui, issu du ganglion buccal correspondant, envoie des rameaux à la poche, à la glande salivaire, à l'œsophage et au jabot. Dans ce sillon s'engage éga-

lement une ramification artérielle qui se rend à la face supérieure du bulbe.

Le canal excréteur des glandes salivaires peut se suivre assez facilement jusqu'au niveau des ganglions buccaux ; il est superficiel, placé sur le bord externe de l'œsophage, dans le sillon précité, et maintenu dans ce dernier par des fibres transversales très grêles, mais, au delà des ganglions buccaux, il s'enfonce dans les tissus du bulbe en même temps qu'il s'écarte de la ligne médiane.

L'œsophage étant ouvert, on n'observe plus la disproportion signalée chez les Diotocardes entre la cavité buccale et la partie antérieure de l'œsophage qui repose sur le bulbe : la première s'est accrue, la seconde a diminué. Néanmoins, on retrouve dans cette dernière les parties qu'on rencontre chez un Diotocarde. Le plancher, plus large que long, montre latéralement les deux bourrelets inférieurs (*bid*, *big*, fig. 67, Pl. VIII) réunis en avant aux bourrelets supérieurs (*bsd*, *bsg*) et fixés ensemble sur la face interne de la partie postérieure de la puissante mâchoire (*m*). Le bourrelet supérieur, très fort, présente, dans sa partie antérieure, un sillon longitudinal dont les bords plissés lui donnent l'aspect d'une poche buccale ; dans son intérieur s'ouvre le canal excréteur de la glande salivaire. Bien que la position de ce sillon soit un peu différente de celle que présente la poche buccale des Diotocardes, je n'hésite pas à l'homologuer avec cet organe, car la position reculée qu'il occupe est la conséquence du grand développement de la mâchoire.

Entre les deux bourrelets (*bsd*, *bid*), de chaque côté existe une dépression allongée, à parois lisses, qui correspond à la partie antérieure de la poche œsophagienne et qui en arrière conduit dans l'intérieur de la massue. Les quatre bourrelets se terminent deux à deux, en apparence, à l'orifice de chaque massue dans l'œsophage, mais si on ouvre celle-ci, il est facile de constater qu'ils se continuent jusqu'au fond de la partie dilatée, en restant écartés l'un de l'autre, le supérieur présentant toujours un développement plus fort que l'autre.

Entre ces bourrelets et dans l'intérieur de la poche existent de nombreux replis transversaux qui les réunissent entre eux, mais d'un côté seulement, l'autre côté de la poche étant lisse.

Dans le *Lanistes bolteniana* (Ampullaire sénestre) la partie antérieure de l'œsophage présente les mêmes caractères que dans l'espèce précédente. Les poches œsophagiennes occupent la même position ; elles sont relativement plus fortes et plus faiblement pédonculées. La partie renflée s'étend le long de l'œsophage, aussi bien en avant qu'en arrière, leur plus grande dimension est parallèle à l'œsophage, tandis que dans l'*Ampullaria insularium* le grand axe de la poche lui est perpendiculaire. Par ce caractère les poches de *Lanistes* ressemblent plutôt à celles de Cyclophore qu'à celles d'Ampullaire. Elles ne se dégagent pas de l'œsophage au même niveau, celle de gauche s'en dégage plus en avant que celle de droite, par contre celle-ci s'étend un peu plus loin en arrière que l'autre.

Dans les travaux anciens et récents, il n'est pas fait mention de ces dilatations œsophagiennes.

J'ai dit plus haut qu'en arrière des poches œsophagiennes existait un vaste jabot. Celui-ci ne correspond ni aux poches œsophagiennes ni à l'estomac des Diotocardes, l'estomac des Ampullaires existant dans sa position normale. Il s'agit d'une formation nouvelle qu'on pourrait homologuer avec le soi-disant estomac des Pulmonés et qui vraisemblablement est en relation avec le genre de vie de l'animal.

Dans les animaux qu'il me reste à étudier, on ne trouve plus trace de poches buccales. Avant d'aller plus loin, c'est donc le moment de revenir sur ces formations. Dans les Chitons que l'on considère comme plus archaïques que les Diotocardes, les poches buccales et les glandes salivaires ont sensiblement la même forme et s'ouvrent séparément dans le plancher buccal. Chez les Diotocardes, la glande salivaire est différenciée de la poche et son canal excréteur se rappro-

che de celle-ci au point de déboucher dans son intérieur ; mais ce rapprochement s'est produit par degrés. Chez *Halio-*tide, *Fissurelle*, *Turbo*, la partie terminale du canal excréteur s'ouvre en avant de la poche et forme la petite cavité à paroi lisse qui précède la grande à parois plissées. Chez *Nérite*, *Navicelle*, *Cyclophore*, *Ampullaire*, le canal excréteur s'ouvre dans la partie postérieure de la poche qui alors est simple. Ces différences de relations qui existent entre le canal excréteur et la poche buccale tiennent sans doute au déplacement d'avant en arrière de la partie fondamentale de la glande salivaire. Quant à la disparition de la poche chez les Mollusques à trompe, on peut la considérer comme une conséquence de la réduction de la largeur du bulbe et par suite comme une conséquence indirecte de l'allongement.

J'ai dit que la trace de ces poches ne se rencontrait pas plus haut dans la série des Mollusques ; cependant on rencontre assez souvent chez les Prosobranches à trompe une petite dilatation à l'extrémité du canal excréteur salivaire et chez les Pulmonés, en général, on trouve au même endroit une infinité de petites glandes unicellulaires. On pourrait encore considérer ces dilatations et ces amas de cellules glandulaires comme des restes de la poche buccale des Diotocardes.

3° *Mollusques à mufle rétractile*. — Chez les Ampullaires et les Cyclophores les poches œsophagiennes se présentent avec les mêmes caractères que chez les Diotocardes supérieurs ; la seule différence que nous ayons eu à signaler consistait dans les positions relatives des poches, de l'artère et du nerf de la chiastoneurie et nous avons expliqué ces différences par un allongement produit chez ces Monotocardes en arrière des tentacules.

Mais les Mollusques ne sont pas tous placés sur une série unique. Si les Ampullaires descendent des Diotocardes supérieurs, les autres Monotocardes ne dérivent pas tous des Ampullaires. Certains se sont détachés des Diotocardes plus tôt que les Ampullaires, ou, en d'autres termes, ont leurs

ancêtres dans des formes plus primitives. Si les différents allongements que nous avons définis plus haut se produisent sur des animaux ayant des poches de Patelle, de Turbo ou de Troque, par exemple, l'animal ainsi modifié par l'allongement nous présentera des poches œsophagiennes évidemment différentes de celles de l'Ampullaire.

Paludine vivipare. — Le musle est relativement long et

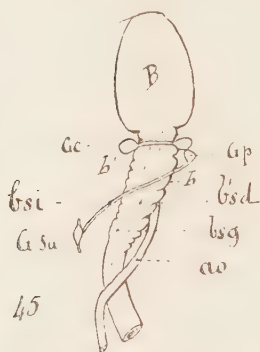


Fig. 45. — Partie antérieure du tube digestif de la *Paludine vivipare*. — B, bulbe; *bb*, boursoufflures représentant les poches œsophagiennes; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche; *Gc*, ganglion cérébroïde; *Gp*, ganglion pleural; *GSu*, sus-intestinal; *bsi*, connectif de la chias neurie; *ao*, aorte.

large et contient le bulbe. En arrière de celui-ci se trouvent les glandes salivaires, fusionnées sur la ligne médiane, recouvrant les centres cérébroïdes et la partie antérieure de l'œsophage; leur masse est nettement rejetée à gauche, ce qui est déjà un indice de torsion. L'œsophage prend naissance en arrière du bulbe et non au-dessus; il se dirige d'abord de droite à gauche, puis, plus en arrière, il revient vers la droite. L'aorte (*ao*, fig. 45, *t*) passe sur lui au point où se produit le coude postérieur. En avant de l'aorte passe la branche supra-intestinale (*bsi*). Sur l'œsophage et à partir du bulbe, on observe deux lignes blanches (*bsd*, *bsg*), situées de chaque côté de la ligne médiane. En arrière, ces lignes se dirigent de plus en plus vers la gauche et passent sous

l'œsophage, un peu en avant de l'aorte. Une coupe transversale nous indique que ces lignes blanches ne sont autre chose que les bourrelets supérieurs. A droite et à gauche de ceux-ci, on observe des boursoufflures blanchâtres, d'aspect glandulaire, plus fortes en avant qu'en arrière, et qui, comme les bourrelets, se terminent à l'endroit où l'aorte passe de gauche à droite. A ce niveau la série des boursoufflures de droite occupe la face supérieure de l'œsophage, tandis que la série

de gauche occupe la face inférieure. Il est à remarquer que dans la partie antérieure de l'œsophage, les boursouflures sont situées au-dessous des bourrelets et que par suite elles appartiennent à la face inférieure de l'œsophage; on peut donc les considérer comme les homologues des poches œsophagiennes des Diotocardes et expliquer la déformation de celles-ci de la manière suivante : dans l'allongement du muflle, le bulbe a suivi ce mouvement et exercé une traction sur la partie antérieure de l'œsophage; dès lors celui-ci perdait en largeur ce qu'il gagnait en longueur. Dans cet allongement, l'aorte et le système nerveux sont restés en place, ce qui explique la position de la commissure cérébroïde en arrière du bulbe, position que nous rencontrons ici pour la première fois.

Dans les poches de la Paludine on ne rencontre plus que les deux bourrelets supérieurs, les inférieurs ont disparu. Ceci ne doit pas nous surprendre, car nous avons déjà fait remarquer que les bourrelets inférieurs chez les Diotocardes s'étendaient en général moins loin en arrière que les bourrelets supérieurs et que chez *Trochus zyziphinus* on ne les rencontrait plus qu'au niveau du bulbe. Le jabot de la Paludine peut donc être encore considéré comme dérivant de poches œsophagiennes à bourrelets inférieurs disparus et nous pouvons par suite considérer la Paludine elle-même comme voisine des Troques. Cette parenté a été déjà indiquée par Bouvier (1) dans le passage suivant : « Par leur saillie labiale, leurs cordons pédieux et leurs commissures pédieuses, leur commissure labiale et un système nerveux encore très éloigné du type zygoneure, les Paludines sont de tous les Ténioglosses les plus voisins des Turbonidés et des Trochidés. »

Xénophore. — Dans les genres précédemment étudiés, le bord libre du manteau passe toujours à une distance assez faible en arrière des tentacules. Il n'en est plus de même ici,

(1) Bouvier, *loc. cit.*, p. 72.

la distance (*aïd*, fig. 69, Pl. IX) est environ deux fois plus grande que la longueur du mufle. On peut désigner cette région sous le nom de cou et la considérer comme un allongement des parois de la cavité antérieure du corps (allongement intercalaire post-tentaculaire).

Dans les Diotocardes et les Monotocardes primitifs, la cavité antérieure est élargie en arrière du bulbe pour loger les poches œsophagiennes et les glandes salivaires. Dans Xénophore, la cavité est sensiblement cylindrique, aussi bien dans la région du cou que sous le plancher de la cavité respiratoire. Chez les premiers, les poches œsophagiennes et les glandes salivaires remplissent complètement la cavité antérieure, chez le Xénophore, ces organes sont situés en grande partie dans le cou, ce qui nous indique qu'ils ont participé à l'allongement.

En arrière du bulbe situé dans le mufle, l'œsophage comprend une partie cylindrique large qui s'étend jusqu'au point où l'aorte antérieure passe sur lui. En arrière de ce point le diamètre de l'œsophage est réduit de moitié. Dans la partie élargie on observe les deux bourrelets supérieurs avec leur mouvement de torsion de 180°. Les ganglions cérébroïdes ont suivi le bulbe et se trouvent placés immédiatement en arrière de celui-ci. Le ganglion sus-intestinal (*sui*) a conservé sa position dans le voisinage de la branchie. La branche supra-intestinale (*bsi*) issue du ganglion palléal, se dirige immédiatement à gauche et passe presque transversalement sur l'œsophage; arrivée sur le côté gauche de ce dernier, elle prend une direction rectiligne jusqu'à la base du cou, puis se porte plus à gauche dans le ganglion sus-intestinal. La branche sous-intestinale se dirige immédiatement à droite en passant sous l'œsophage; elle présente également une portion rectiligne placée à droite de ce dernier et une troisième portion oblique vers la droite se rendant au ganglion sous-intestinal (*soi*).

À son entrée dans la cavité antérieure, l'aorte est située à gauche de l'œsophage, elle passe ensuite à droite et présente,

de ce côté, une portion rectiligne, puis, un peu en arrière des colliers nerveux, elle s'engage sous l'œsophage, pour traverser avec lui les colliers nerveux.

Les deux glandes salivaires sont situées à gauche de l'œsophage, celle de droite recouvrant celle de gauche, qui s'étend un peu plus loin en arrière, jusqu'au niveau du ganglion sus-intestinal. Le canal excréteur de la glande droite suit le même trajet que la partie antérieure de la branche sus-intestinale.

Les parties rectilignes des canaux salivaires, des branches de la chiastoneurie et de l'aorte sont une preuve que les organes internes ont subi l'allongement et d'autre part ces parties rectilignes peuvent, dans une certaine mesure, servir à déterminer l'étendue de cet allongement.

La torsion de 180° nous est indiquée par les mêmes organes et par les deux bourrelets tordus que présente la partie antérieure de l'œsophage. La dilatation de la partie antérieure, par sa position en arrière de la branche sus-intestinale et en avant de l'aorte, par la présence des bourrelets tordus dans son intérieur, peut être homologuée aux poches œsophagiennes des Diotocardes.

4° *Mollusques à trompe*. — Dans le Xénophore l'allongement intercalaire a été postérieur à la torsion et, comme il s'est produit dans la région primitivement tordue, tous les organes de la cavité antérieure ont conservé nettement leur torsion primitive.

Dans les Mollusques à trompe, celle-ci étant due à un allongement terminal ou intercalaire postérieur à la torsion, on ne trouve aucune trace de torsion des organes situés dans son intérieur : l'œsophage, les canaux des glandes salivaires, l'aorte antérieure sont toujours rectilignes.

En arrière de la trompe (sauf quelques rares exceptions, Cônes *Terebra*), les organes ont conservé leur position relative due à la torsion. La partie œsophagienne comprise entre la branche supra-intestinale et l'aorte représente la région postérieure des poches œsophagiennes, tandis que la portion

œsophagienne comprise dans la trompe en représente la partie antérieure. La partie postérieure a conservé certains de ses caractères primitifs, en particulier sa forme renflée, qui lui a fait donner le nom général de jabot, tandis que la partie antérieure, par suite de l'étirement qu'elle a subi, a pris une forme sensiblement cylindrique. Dans les deux régions, la lumière du tube est toujours divisée en deux parties inégales par les bourrelets supérieurs, une inférieure glandulaire, une supérieure conductrice de la nourriture.

Les modifications que nous venons d'indiquer sont générales et peuvent s'appliquer à un animal pourvu d'une trompe quelconque. Mais la trompe peut se développer de diverses manières que je crois utile de rappeler ici.

1° Elle peut se former par allongement terminal seul, chez des formes présentant encore les caractères primitifs des Diotocardes (Cyprées).

2° Les trompes normales obtenues par le mécanisme précédent ont pu être modifiées par un allongement intercalaire intéressant la région située immédiatement en arrière des tentacules. Cet allongement intercalaire postérieur au précédent a donné le trocart des Cônes.

3° Enfin, l'allongement terminal a pu se produire sur des formes déjà élevées dans la série, voisines du Xénophore, c'est-à-dire déjà pourvues d'un long cou.

Pour ces trois cas, et chaque fois que les modes d'allongement sont bien caractérisés, correspondent des formes spéciales des poches œsophagiennes.

a. *Allongements terminal et intercalaire dorsal réunis. Strombe et Rostellaire.* — Les Strombes et les Rostellaires occupent dans le groupe des Mollusques à trompe une place spéciale. En effet, on observe ici deux modes d'allongement de la partie antérieure du corps : l'un s'est produit en arrière des tentacules pour donner un cou très long, comme chez Xénophore, l'autre s'est produit en avant des tentacules pour former une trompe proprement dite.

Les ressemblances qui existent entre les Strombes et les

Rostellaires sont si grandes que je décrirai seulement *Rostellaria curvirostris*.

Le cou (fig. 70, Pl. IX) mesure 14 millimètres, la cavité respiratoire, très grande, = 40 millimètres, la trompe, relativement petite, = 15 millimètres. Le pied, très réduit, se rattache au corps par un col de 14 millimètres. Par contre, les largeurs de ces différentes parties sont relativement faibles, celle du cou mesure 8 millimètres et, en arrière, cette largeur diminue encore graduellement jusqu'au fond de la cavité respiratoire. Les différences qui existent entre les longueurs de ces parties et leurs largeurs, différences que nous ne rencontrons pas chez les autres Mollusques, nous indiquent déjà que l'allongement, ou mieux l'étiement, s'est produit aux dépens de la largeur du corps. La forme des organes est en rapport avec la forme externe du corps ; la partie antérieure du tube digestif est très étroite et les glandes salivaires allongées présentent un diamètre fort restreint. Les parois de la trompe et du cou sont épaisses ; par contre, le plancher de la cavité respiratoire est mince, surtout en arrière, où l'on observe, par transparence, l'œsophage et l'aorte.

Le bulbe occupe l'extrémité de la trompe. L'œsophage (fig. 71, Pl. IX) présente, en arrière du bulbe, un diamètre d'environ 3 millimètres qu'il conserve jusqu'au niveau des colliers nerveux ; là, il se rétrécit pour prendre un diamètre d'environ 2 millimètres. En arrière, il se renfle de nouveau, présente un maximum de largeur d'environ 4 millimètres, au niveau de la région moyenne de la cavité antérieure, puis à partir de là, il se rétrécit pour reprendre son diamètre de 2 millimètres, au point où il est recouvert par l'aorte antérieure.

Les ganglions cérébroïdes sont placés comme d'ordinaire en arrière des tentacules, le ganglion sus-intestinal est resté en place, au voisinage du point où le manteau se rattache au cou, aussi la branche supra-intestinale est très longue et très oblique.

L'aorte, en pénétrant dans la cavité antérieure, est placée

à gauche de l'œsophage, elle conserve cette position sur une longueur de 2 centimètres, puis passe sur l'œsophage de gauche à droite, en arrière de la partie dilatée; on l'aperçoit à droite de cette région jusqu'au voisinage des centres cérébroïdes, mais là, elle passe sous l'œsophage pour traverser avec lui les colliers nerveux.

Si on injecte la partie antérieure du tube digestif, on observe mieux ses contours et en même temps, ce qui est plus important, on remarque que ses parois ne présentent pas partout la même épaisseur. En avant, depuis le bulbe jusqu'aux colliers nerveux, on aperçoit la matière injectée occupant la ligne médiane et, à droite et à gauche, une bande blanche qui correspond au bourrelet supérieur. En arrière des colliers nerveux, jusqu'au point où l'aorte passe sur l'œsophage, on n'aperçoit pas la matière injectée; plus loin, elle apparaît de nouveau, toujours par transparence. Si on observe la face inférieure, c'est l'inverse qu'on remarque; en avant des colliers nerveux, les parois sont épaisses et ne laissent pas voir la masse injectée; en arrière, les parois sont minces jusqu'à l'aorte.

Cet examen de la surface serait déjà suffisant pour nous renseigner sur la structure interne de cette partie antérieure du tube digestif. Si nous ouvrons celle-ci, nous nous assurons que les bourrelets supérieurs sont rectilignes en avant des centres nerveux, qu'ils sont réunis entre eux supérieurement par des parois minces et inférieurement par des parois épaisses, tapissées par de nombreux replis longitudinaux et probablement glandulaires. Au niveau des centres nerveux, la torsion commence pour se terminer en arrière, au niveau de l'aorte; la paroi épaisse, qui était inférieure en avant des colliers, occupe maintenant la face supérieure et réciproquement. Le jabot nous apparaît donc comme formé par une dilatation de la face inférieure de l'œsophage, ramenée à occuper la face supérieure, par suite de la torsion à gauche de 180°.

Les deux bourrelets supérieurs s'étendent depuis le bulbe

jusqu'au point où l'aorte passe sur l'œsophage, mais ils ne vont pas au delà. La position extrême des bourrelets en arrière et aussi la position de l'aorte marquent donc la limite de la différenciation de l'œsophage en deux régions bien distinctes, comme chez les Diolocardiés, ce qui nous permet de considérer la région antérieure tout entière comme l'homologue des poches œsophagiennes de ces derniers. Quant aux transformations que ces poches ont subies chez les Strombés, elles s'expliquent par les allongements terminal et intercalaire réunis.

B. Haller (1) a signalé les deux bourrelets longitudinaux du jabot des Strombés, mais il ne les a pas suivis jusqu'au bulbe; aussi leur mouvement de torsion lui a-t-il échappé, ce qui explique qu'il ait décrit le jabot comme appartenant à la face supérieure de l'œsophage, lorsqu'en réalité il appartient à la face inférieure ramenée en haut par la torsion de 180°. Il décrit la partie antérieure du tube digestif, située immédiatement en arrière du bulbe, sous le nom d'« Oesophagus » et il donne le nom de « Vorderdärmerweiterung » à la partie postérieure dilatée, ce qui indique bien que l'auteur homologue seulement cette portion de l'œsophage aux poches des Diolocardiés, qu'il désigne sous le même nom.

b. *Allongement terminal*. — Par leur trompe courte et invaginable à partir du sommet, les Cyprées se placent naturellement à la base des Mollusques à trompe normale. Leurs longs cordons pédieux ganglionnaires, qui rappellent ceux de l'Haliotide, les grandes dimensions des colliers nerveux, les caractères fournis par le bulbe, nous indiquent d'autre part que les Cyprées se sont détachées de formes primitives à caractères de Rhipidoglosses. Nous devons donc nous attendre à trouver dans les parties homologues des poches œsophagiennes des caractères plus primitifs que ceux qui nous ont été fournis par les Strombidés, que l'on doit considérer comme dérivant de formes plus récentes.

(1) B. Haller, *Die morphologie der Prosobranchier* (Separat-Abdruck aus *Morpholog. Jahrbuch.*, Bd XIX, Heft 4, 1893, p. 581).

Cypræa. — J'ai étudié les deux espèces : *C. arabica* et *C. turdus*. Dans tous les individus, j'ai toujours trouvé la trompe rétractée et les organes de la partie antérieure du tube digestif disposés de la manière suivante :

En avant, la trompe (T, fig. 7, Pl. I) complètement invaginée et ayant la forme d'une coupe à concavité dirigée en avant. En arrière, et dans le prolongement de la trompe, se trouve le bulbe, sur la partie antérieure duquel passent les colliers nerveux. Il est bien probable que cette position n'est pas normale et que les colliers étant très larges, le bulbe se déplace dans leur intérieur pendant la protraction pour occuper ensuite une position antérieure. A la suite du bulbe vient l'œsophage, relativement gros et court ; il forme un coude en avant et à gauche, puis s'engage sous le jabot. Celui-ci est placé à gauche de la ligne médiane du corps, sa forme est celle d'un cône dont le sommet est dirigé en avant, l'axe oblique étant incliné de l'extérieur à l'intérieur et d'avant en arrière. Le sommet du cône se continue avec la région postérieure de l'œsophage, qui, dans le voisinage du jabot, forme un coude brusque d'avant en arrière. A gauche du coude se trouve le cœur, duquel se détache l'aorte antérieure (ao) qui passe transversalement sur la branche récurrente de l'œsophage, immédiatement en arrière du sommet du cône. L'aorte occupe donc sa position normale par rapport au jabot.

Les dimensions relatives de ces diverses parties du tube digestif sont les suivantes : trompe 10 millimètres, bulbe 10 millimètres, longueur de l'œsophage en avant du jabot 8 millimètres, longueur du jabot 15 millimètres, largeur de l'œsophage en avant du jabot 5 millimètres, et en arrière de celui-ci 2-3 millimètres.

La base du jabot est appliquée contre le bulbe et cache, à la fois, la partie antérieure de l'œsophage et les glandes salivaires. Ce n'est point là la position normale des glandes salivaires, qui reposent ordinairement sur la face supérieure de l'œsophage ; mais, comme je le démontrerai plus loin, par

suite du mouvement de torsion du jabot, la face inférieure de celui-ci représente morphologiquement sa face supérieure. La masse principale des glandes salivaires, s'étant trouvée dans la région de torsion, a suivi le mouvement.

En dégagant le jabot des glandes salivaires et de l'œsophage, on voit passer sur celui-ci et dans le voisinage de la base du cône, la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie. Le jabot est donc encore compris entre le nerf et l'artère.

En examinant cette partie antérieure du tube digestif par la face inférieure on aperçoit une première dilatation (D, fig. 72, Pl. IX), très forte dans *C. arabica*, où elle atteint en dimension le cinquième du jabot, mais qui est beaucoup plus petite dans *C. turdus*. Dans tous les cas cette poche était vide, dépourvue de lamelles et présentait les mêmes caractères que le reste de la paroi inférieure de l'œsophage, comprise entre le bulbe et le jabot.

A une faible distance en arrière de cette poche, se trouve le jabot. Au point où il se rattache à l'œsophage ses parois sont transparentes et laissent voir les deux bourrelets supérieurs ; celui de droite (*bsd*) passe à gauche, et celui de gauche passe à droite. L'œsophage n'aborde pas le cône par sa base, mais tangentielllement, selon une génératrice. La base, irrégulière, détache d'un point opposé à l'œsophage un prolongement qui se dirige en avant et à gauche et dont l'extrémité est divisée en deux lobes (*ss'*) que je considère comme un indice certain de la dualité primitive du jabot. Dans *C. turdus* ces saillies existent également mais elles sont moins apparentes que dans *C. arabica*.

L'examen interne nous montre en avant, sur le plancher de l'œsophage, une petite languette, semblable à celle que l'on rencontre d'ordinaire chez les Diotocardes et comprise entre les deux bourrelets inférieurs, mais ceux-ci sont peu développés et ne dépassent pas en arrière le niveau postérieur du bulbe. Par contre les bourrelets supérieurs sont puissants ; ils naissent en avant, du même point que chez les Diotocardes, et présentent avec les bourrelets inférieurs

les mêmes relations. D'abord écartés au niveau du bulbe, ils se rapprochent en arrière où le droit, plus puissant que le gauche, recouvre celui-ci, disposition qui a pour conséquence de diviser l'œsophage en deux canaux. Ils conservent leur direction rectiligne jusqu'à l'entrée du jabot, mais là le bourrelet droit se dirige vers la gauche et le gauche s'incline vers la droite. Tous deux se terminent au sommet du cône. Il en résulte que l'intérieur du jabot est aussi divisé en deux canaux par les bourrelets, mais ici ces deux compartiments sont profondément différenciés l'un de l'autre. L'un, très grand, est garni intérieurement de nombreuses lamelles qui s'étendent transversalement d'un bourrelet à l'autre, le second au contraire est très réduit et dépourvu de lamelles. En suivant ce dernier d'arrière en avant on constate sans difficulté qu'il conduit dans le canal supérieur œsophagien, tandis que l'autre, garni de lamelles, se continue avec le canal inférieur œsophagien.

Le canal inférieur tout entier, aussi bien la partie comprise au niveau de l'œsophage qu'au niveau du jabot, est l'homologue des poches œsophagiennes des Diolocardes, fusionnées ici en une poche unique par suite de la disparition des bourrelets inférieurs. Le jabot est la partie de ces poches qui est restée en place avec ses caractères primitifs (torsion, lamelles) et ses limites ordinaires (nerf de la chiasoneurie, aorte). La région antérieure, non tordue, est de formation récente. C'est le résultat d'un allongement terminal rectiligne.

Le jabot des Cyprées et des animaux voisins est connu depuis longtemps. Cuvier, della Chiaje, Souleyet, etc., parlent plus ou moins des lamelles contenues dans son intérieur.

Malard (1) en parlant de cet organe dit : « L'œsophage se renfle graduellement chez Cyprée et porte, appendus à ses parois supérieures et inférieures, une série de feuillets trans-

(1) Malard, *Sur le système glandulaire œsophagien des Tænioglosses carnassiers* (Soc. philomat. de Paris, janv. 1887).

versaux alternant les uns avec les autres, ceux du bas plus courts que ceux du haut. » Il le considère avec raison comme l'homologue du jabot des Natices, Cassidaire, Dolium, etc., et de la glande de Leiblein des Rachiglosses, Murex, Buccin, etc., mais il ne lui vient pas à l'idée de chercher son origine dans les formes plus primitives. Pour lui, c'est une formation nouvelle qui aurait commencé aux Cyprées pour s'étendre plus ou moins loin et qui ne se rencontrerait que « chez les espèces perceant les coquilles d'autres Mollusques pour en faire leur nourriture » ; elle ferait défaut chez les Mollusques herbivores, et, à l'appui de son hypothèse, il cite le cas des Strombes et des espèces voisines, qui se nourrissent de « proies à moitié décomposées », chez lesquelles le jabot manque. Je ferai seulement remarquer que le jabot existe aussi chez les Strombes et les genres voisins; seulement il est moins développé et présente une autre forme.

Ici comme ailleurs, Haller parle des bourrelets qui divisent le jabot en deux moitiés inégales, mais comme il n'a pas vu la torsion de ceux-ci au niveau du jabot, il considère les lamelles comme appartenant à la face supérieure dorsale de l'œsophage et par suite le jabot tout entier comme étant une dilatation de cette même face, mais, pas plus qu'ailleurs du reste, il ne parle des relations constantes qui existent entre le jabot, le nerf de la chiasmeurie et l'aorte, et ne cherche à montrer comment le jabot dérive des poches œsophagiennes des Diotocardes et à plus forte raison que le canal inférieur de l'œsophage a la même origine.

Natica monilifera. — La disposition générale est sensiblement la même que dans Cyprée. L'œsophage est un peu plus long et plus étroit, sa partie antérieure est élargie et présente dans son intérieur les deux bourrelets supérieurs disposés comme dans Cyprée ; mais ces bourrelets s'atténuent rapidement en arrière du bulbe pour augmenter de nouveau, à l'approche du jabot, où ils présentent des dimensions inégales. Celui de droite est plus fort que celui de gauche et augmente graduellement jusqu'au jabot. Dans

toute cette partie antérieure, aussi bien au-dessus qu'au-dessous des bourrelets, il existe un épithélium formé de cellules semblables, peu hautes et fixant fortement les réactifs colorants.

Dans le jabot, le bourrelet droit présente son maximum de développement, il repose sur le bourrelet gauche et forme à lui seul le plancher du canal supérieur. Il porte sur sa face inférieure un épithélium glandulaire particulier formé de cellules cylindriques très hautes, dans lesquelles le noyau seul fixe la matière colorante. Cet épithélium incolore se continue par des cellules de transition avec celui de la face supérieure du bourrelet, qui présente les mêmes caractères que dans l'œsophage. Le bourrelet gauche est beaucoup plus petit que le précédent et est dépourvu sur sa face inférieure des grandes cellules qu'on rencontre sous le bourrelet droit.

La face inférieure du jabot est fortement rentlée et garnie de replis qui remplissent en grande partie le canal inférieur. Ces replis s'insèrent d'une part sur la face concave de la gouttière et d'autre part, en partie du moins, sur la face inférieure du bourrelet gauche.

En parlant des Natices, Haller (1) dit que la paroi supérieure et les deux côtés latéraux du jabot sont différenciés glandulairement, la face ventrale étant privée de différenciation glandulaire. Je ferai ici la même remarque qu'au sujet des Cyprées : la différenciation glandulaire du jabot appartient morphologiquement à la face inférieure ramenée en haut par la torsion.

Haller signale dans *Sigaretus* et *Natica lineata* une différenciation importante de la partie antérieure du jabot, détachée de l'œsophage. Cette bosse (*Höcker*) aurait une couleur blanc jaunâtre, tandis que le reste du jabot présenterait une couleur brune. Des coupes ne lui auraient pas toujours montré une différenciation histologique en rapport avec la

(1) Haller, *loc. cit.*, p. 467.

différenciation externe ; dans certains cas cependant il aurait remarqué que le tissu de la moitié du côté droit se colorait plus fortement par l'héματοxyline que celui de la moitié de la bosse du côté gauche. Le côté droit de la bosse se serait différencié en une glande indépendante qui s'ouvrirait par un court canal dans la lumière du tube, cependant elle serait entourée par une couche musculaire commune aux deux glandes et au jabot. L'auteur fait en outre remarquer que cette glande s'ouvre à l'endroit où l'œsophage lui-même débouche dans le jabot, et il ajoute qu'elle est l'homologue de la petite glande que l'on trouve en avant de la grosse glande impaire dans le *Murex radix*.

L'importance que l'auteur attache à cette glande et les conséquences phylogéniques qu'il en tire me font revenir sur le jabot.

L'œsophage aborde le jabot par sa face inférieure, environ à son premier tiers antérieur, et le suit sur le reste de sa longueur. La partie antérieure détachée de l'œsophage est la bosse en question. Le jabot étant ouvert dans le sens de sa longueur, on remarque 13 replis transversaux allant d'un bourrelet à l'autre, dans la partie qui est rattachée à l'œsophage, et 9 dans la bosse. Les 9 replis de celle-ci ayant la forme d'un fer à cheval, il en résulte alors, qu'entre la surface libre des 9 replis et la paroi opposée de la bosse, il existe une sorte de réservoir qui communique avec la cavité très réduite formée par les 13 autres replis et les bourrelets. Dans le fond de la bosse, existe une région peu développée, où les replis sont plus petits et disposés sans ordre. La couleur des replis transversaux est brune et partout où ces replis sont fixés à la paroi du jabot, la couleur de celui-ci est la même. En avant de la bosse, où les replis sont irréguliers et très petits, de même qu'à l'endroit où cessent les 9 replis transversaux, la couleur est bien d'un blanc jaunâtre, mais on peut l'attribuer à la réduction des replis ou à leur absence.

Des coupes faites dans la partie antérieure de la bosse de

Natica monilifera ne m'ont pas montré la différenciation histologique signalée par Haller; mais je dois dire que je n'ai eu à ma disposition que des animaux conservés depuis longtemps dans l'alcool.

La coupe que B. Haller donne de cette partie antérieure de la bosse est intéressante à un autre point de vue. Je la vois divisée en deux parties, à peu près d'égales dimensions, par une cloison (*c*, fig. 14 de l'auteur) qui, partie de l'une des faces de la bosse, traverse sa cavité de haut en bas et atteint la face opposée. L'intérieur des deux moitiés présente sensiblement le même aspect, seulement les replis du côté *b* sont plus petits et laissent entre eux des intervalles, tandis que du côté *a* les replis sont plus forts, plus serrés et laissent entre eux des méats très restreints. Dans les parties antérieures des poches des Diotocardes nous avons constaté et signalé de ces différences.

J'homologue les deux moitiés (*a* et *b*) de la bosse aux deux saillies (*ss'*) de Cyprée. Elles occupent du reste la même position et je pense qu'on ne doit pas chercher dans l'une de ces parties l'origine de la glande impaire des Murex, mais dans les grosses cellules incolores qui tapissent la face inférieure du bourrelet supérieur droit, cellules que B. Haller n'a pas signalées et qui sont semblables à celles que l'on rencontre dans la petite glande du Murex. Je reviendrai plus loin sur ce point.

Ranella giganteum (fig. 15, Pl. II). — Trompe très forte : 60 millimètres de long, 10 de large en avant au niveau du bulbe, 7 en arrière. La partie antérieure de la cavité générale est étroite, mais allongée. En arrière du bulbe, l'œsophage est large, musculeux, il se rétrécit vers le milieu de la trompe et conserve son diamètre jusqu'au jabot. Celui-ci se présente comme une dilatation du côté droit de l'œsophage, sa longueur est de 20 millimètres, sa plus grande largeur en avant ne dépasse pas 5 millimètres; en arrière il se continue avec l'œsophage sans ligne de démarcation bien nette. Sa forme est sensiblement celle d'un cône à base antérieure;

la face supérieure de l'œsophage se continue sur le cône selon une génératrice, mais, par suite de la torsion à gauche, cette face supérieure devient de moins en moins visible d'en haut, de sorte que, pour l'apercevoir en arrière au niveau du jabot, il faut examiner celui-ci par sa face inférieure.

Dans la région de la trompe, depuis le bulbe jusqu'au jabot, la face inférieure de l'œsophage présente une centaine de petites boursofflures *vet* d'un blanc grisâtre, tandis que la face supérieure est d'un blanc jaunâtre. Jusqu'au niveau des colliers nerveux ces pochettes appartiennent nettement à la face inférieure et ne sont visibles que quand on soulève l'œsophage. Mais en arrière des colliers nerveux, on les aperçoit de plus en plus à droite à mesure qu'on se rapproche du jabot. Les dernières prennent un développement plus grand, leurs extrémités libres se rapprochent de plus en plus et finalement se fusionnent pour former le jabot. A la surface de ce dernier on remarque encore des stries obliques alternativement claires et sombres qui témoignent de la soudure des pochettes.

De ces faits, fournis par la morphologie externe, nous pouvons déjà conclure :

1° L'identité de formation des deux régions. Dans la trompe, l'écartement des pochettes et leur réduction sont les conséquences de l'allongement de cette partie antérieure.

2° L'origine morphologique du jabot. Celui-ci n'appartient pas, comme le dit encore Haller (1), à la face supérieure de l'œsophage, mais bien à la face inférieure ramenée en haut par la torsion. Cette torsion s'est manifestée jusqu'à la partie postérieure du jabot, comme l'indique la ligne blanche (face supérieure de l'œsophage) et la position supérieure de la région postérieure du jabot.

La branche supra-intestinale *bo* passe comme d'ordinaire sur l'œsophage en avant du jabot; elle passe également

(1) Haller, *loc. cit.*, p. 364.

sur les deux canaux excréteurs des glandes salivaires.

En arrière du jabot, la cavité antérieure est fort rétrécie et ne contient plus que l'aorte et la deuxième portion de l'œsophage. Dans cette région, l'aorte est placée à gauche, mais, au niveau de la partie postérieure du jabot, elle se dirige à droite en passant sur l'œsophage.

La figure 73, Pl. IX, représente l'œsophage ouvert en avant, selon une section longitudinale et médiane, les bords de la section ayant été rejetés à droite et à gauche. En ar-

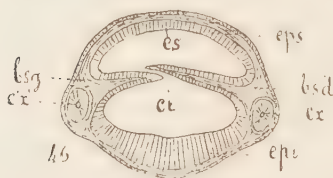


Fig. 46. — Coupe transversale de l'œsophage de *Ranella giganteum*. — *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche divisant l'intérieur en deux canaux, l'un supérieur *es*, l'autre inférieur *ei*; *eps*, épithélium du canal supérieur; *epi*, épithélium du canal inférieur; *cx*, *cx'*, conduits salivaires.

rière des fortes mâchoires (*ma*), prennent naissance de chaque côté les deux bourrelets musculaires déjà connus. Les bourrelets supérieurs (*bsd*), de beaucoup les plus puissants, s'étendent en ligne droite jusqu'au niveau des colliers nerveux; au delà ils commencent leur mouvement de torsion à gauche et le terminent au sommet du jabot, c'est-à-dire au point où l'aorte passe sur l'œsophage.

Les bourrelets inférieurs (*bid*), beaucoup moins épais que les précédents, se terminent à l'endroit où commencent les pochettes, c'est-à-dire à un niveau qui ne dépasse pas la région postérieure du bulbe. Entre les bourrelets supérieur et inférieur de chaque côté existe, au niveau du bulbe, une dépression (*pod*) plus profonde en avant qu'en arrière. Il suffit de se reporter aux figures que j'ai données des Diotocardes pour se convaincre que ces dépressions représentent les parties antérieures des poches œsophagiennes de ces Mollusques.

En arrière des bourrelets inférieurs, la lumière du canal œsophagien est divisée en deux parties par les bourrelets supérieurs superposés, celui de droite recouvrant celui de gauche (fig. 46, *t*). Le canal inférieur peut être considéré

comme formé par la fusion des deux poches (*pod*, *pyg*), la fusion étant elle-même la conséquence de la disparition des bourrelets inférieurs. Le plancher de ce canal inférieur présente les orifices, en forme de fentes transversales, des pochettes signalées plus haut.

Les deux parties du canal œsophagien sont aussi différenciées histologiquement. Le canal supérieur, à parois épaisses, est tapissé par des cellules cylindriques, de hauteur moyenne, qui se colorent fortement par le picrocarmin, tandis que le canal inférieur, sauf dans la région des bourrelets, est tapissé par de très hautes cellules cylindriques à protoplasma granuleux, d'aspect spumeux, qui ne se colorent pas par le picrocarmin et qui rappellent les cellules qui tapissent le bourrelet inférieur droit de Naticæ. Dans Ranelle la face inférieure des bourrelets porte des cellules plus courtes à protoplasma riche en granulations d'un jaune brun.

Dans la partie antérieure du jabot (fig. 47, *t*) le canal supérieur, rejeté à gauche, présente la même structure que dans l'œsophage : parois épaisses à épithélium absorbant fortement les réactifs colorants. A la face inférieure des bourrelets on observe également les cellules à granulations jaune brun. Quant au canal inférieur, il est rempli en grande partie de replis nombreux s'anastomosant en tous sens. Aucun de ces replis ne prend naissance sur les bourrelets, mais tous se détachent de la face opposée à ceux-ci, c'est-à-dire de la face qui correspond morphologiquement à la paroi inférieure de l'œsophage. De plus, tous ces replis sont tapissés par de grandes cellules, rebelles aux réactifs colorants et

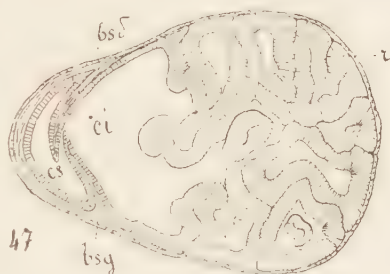


Fig. 47. — Coupe transversale de la région antérieure du jabot de Ranelle. *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche. Le canal inférieur *ci* est garni de nombreux replis *r*, recouverts de grandes cellules cylindriques rebelles aux réactifs colorants.

semblables à celles que nous avons rencontrées en avant du jabot. La seule différence à signaler consiste dans les ramifications qui remplissent en partie le jabot.

Dans la région postérieure du jabot la structure est encore la même, avec cette différence que les replis sont tapissés par des cellules cubiques.

Les canaux excréteurs des glandes salivaires (*cr.* fig. 46. *t*) sont situés de chaque côté de l'œsophage et réunis à ce dernier par une mince membrane qui enveloppe le tout. Leur position par rapport aux bourrelets supérieurs est la même que chez Néríte, Cyclophore, Ampullaire.

Dans le *Triton cancellatum*, Haller (1) décrit le jabot comme divisé en deux parties par les bourrelets longitudinaux; il signale également la différence des deux épithéliums de l'avant et de l'arrière, mais comme d'ordinaire il considère le jabot comme une dilatation de la face supérieure.

Cassis Saburon. — Un allongement intercalaire, en arrière des tentacules, a produit une saillie en forme de tronc de cône au-dessus du pied (fig. 3, Pl. I). La petite base, dirigée en avant, livre passage à la trompe. Dans les différents individus que j'ai examinés je n'ai rencontré celle-ci qu'à demi rétractée : la partie postérieure ne dépassant pas la base du tronc de cône.

La cavité antérieure, marquée en pointillé sur la figure, est large et courte; elle n'est pas effilée en arrière comme dans Ranelle. En général il existe une certaine relation entre la forme de la cavité antérieure et celle de la cavité respiratoire. Ici cette dernière est également large et courte, tandis que dans Ranelle elle est allongée comme la cavité antérieure. La branchie et la fausse branchie contenues dans le plafond respiratoire sont également en rapport avec les dimensions de la cavité respiratoire; ainsi tandis que chez Ranelle ces organes sont allongés, effilés en arrière, chez Cassis ils sont aussi larges en arrière

(1) Haller, *loc. cit.*, p. 560.

qu'en avant. Chez ce dernier, bien que la taille soit à peine le quart de celle du premier, la largeur moyenne de sa branchie dépasse la plus grande largeur de celle de *Ranella* d'environ un tiers.

Cette relation se retrouve dans la forme des organes de la cavité antérieure. Le jabot de *Cassia* (fig. 48, *t*) a bien encore la forme d'une poire, mais la base est en arrière au lieu d'être en avant, sa partie antérieure est recouverte par les très grosses glandes salivaires, et, dans l'état de demi-rétraction sous lequel se présente la trompe, la partie postérieure de celle-ci vient buter contre les glandes et les comprime fortement, de sorte qu'il paraît difficile d'admettre une rétraction complète de l'organe proboscédien. Du reste cette remarque peut s'appliquer à toutes les trompes pourvues d'un trocart.

En arrière du bulbe l'œsophage est large, mais son diamètre diminue graduellement jusqu'à la moitié de la trompe; à partir de là il conserve une forme cylindrique jusqu'aux centres nerveux. Un peu en avant de ceux-ci il se coude légèrement à gauche, conséquence de l'état de rétraction de la trompe.

Dans la région située en arrière du bulbe, la face inférieure de l'œsophage est garnie de boursouflures semblables à celles de *Ranella*, tandis que dans sa portion cylindrique et étroite les pochettes font défaut.

Le jabot commence immédiatement en arrière des colliers nerveux et s'étend jusqu'au fond de la cavité antérieure. Du côté gauche, il présente comme dans *Ranella* une ligne blanche épaisse, placée selon une génératrice. En avant cette ligne se continue avec la face supérieure de l'œsophage, mais, par suite de la torsion au niveau du jabot, elle occupe en arrière la face inférieure. A droite de cette région uniformément blanche on voit encore, comme dans *Ranella*, des bandes transversales alternativement claires et sombres: les claires correspondant aux bases d'insertion des replis qui tapissent la face interne du jabot, les sombres

aux espaces laissés entre les replis. Toutefois la couleur de l'ensemble n'est pas uniforme ; en avant la teinte générale est jaune clair, et en arrière jaune brunâtre.

En avant du jabot passe en écharpe, presque transversalement, la branche supra-intestinale de la chiasstoneurie ; en arrière, nous retrouvons l'aorte dans sa position ordinaire avec cette différence que sa torsion se produit dès son entrée dans la cavité antérieure.

Si on engage une aiguille dans la paroi supérieure de l'œsophage, un peu en avant du jabot, la pointe passe entre les deux bourrelets supérieurs, et si l'on exerce une traction d'avant en arrière, en exécutant le mouvement de torsion de 180° à gauche, on divise facilement le jabot en deux parties symétriques. La figure 74, Pl. IX, représente celui-ci ouvert avec ses bords rabattus. Les deux bourrelets supérieurs (*bsd*, *bsg*) se continuent en s'atténuant graduellement jusqu'en arrière et divisent le jabot en deux canaux, l'un supérieur déchiré par l'aiguille et présentant les mêmes dimensions et le même aspect que dans l'œsophage, l'autre inférieur situé au-dessous des bourrelets, et fortement dilaté et glandulaire. On peut donc répéter encore ici que le jabot est formé exclusivement par une dilatation de la face inférieure de l'œsophage.

La portion glandulaire, ou jabot proprement dit, présente trois régions bien distinctes et importantes ; l'une médiane, de couleur blanche (*bl*), se continuant dans l'œsophage en conservant son aspect, et deux latérales brunes (*br*), propres au jabot, situées symétriquement à droite et à gauche de la première et s'étendant jusqu'aux bourrelets. Ces dernières régions sont formées de replis transversaux bruns, très distincts même à l'œil nu. La région blanche médiane fait fortement saillie sur le plan des deux autres et pourrait être prise au premier abord pour un produit de sécrétion gélatineux remplissant en partie le jabot et se continuant en avant, dans le canal inférieur œsophagien. Mais si l'on examine un fragment de cette matière blanche au micro-

scope, on constate qu'elle est formée par de grandes cellules cylindriques, rebelles aux réactifs colorants et présentant les mêmes caractères que celles qui ont été signalées plus haut dans le jabot de l'œsophage de Ranelle.

Ces grandes cellules adhèrent fortement entre elles et faiblement aux tissus sous-jacents, ce qui permet d'en débarrasser le jabot facilement. Cette opération faite, on remarque que ces cellules étaient supportées par les prolongements des replis bruns transversaux des régions latérales, et, ce qui est plus important, on constate que ces replis transversaux viennent se fixer à droite et à gauche d'un bourrelet longitudinal médian (*bi*). Ce dernier est incontestablement l'homologue des bourrelets inférieurs des poches œsophagiennes des *Diotocardes*. Dès lors le jabot de *Cassis* nous présente toutes les parties constitutives qu'on rencontre d'ordinaire dans les poches des *Diotocardes*, avec cette différence toutefois que l'épithélium glandulaire des replis transversaux est nettement différencié.

En avant du jabot, dans toute la région cylindrique de l'œsophage, ce bourrelet fait défaut, mais on le retrouve plus en avant, dans la région élargie qui confine au bulbe. Sa disparition dans la région moyenne rétrécie nous apparaît donc comme la conséquence du rétrécissement, et ici, comme dans Ranelle, nous pouvons considérer le jabot comme l'homologue de la partie postérieure des poches des *Diotocardes* et la portion inférieure de l'œsophage, située en avant de ce jabot, comme la partie antérieure de ces mêmes poches œsophagiennes modifiées par l'allongement.

Cassidaria. — Le genre *Cassidaria* présente des caractères intermédiaires entre *Cassis* et Ranelle. La tête ressemble à celle de *Cassis*; mais, par sa cavité respiratoire profonde, sa branchie acuminée en arrière, sa cavité antérieure allongée et peu large, *Cassidaria* s'éloigne de *Cassis* et se rapproche de Ranelle. Il se rapproche encore plus de ce dernier par la forme du jabot, qui présente son maximum de largeur en avant, comme dans Ranelle, tandis que dans Cas-

sis la partie antérieure de l'organe se continue graduellement avec l'œsophage. Un point important distingue Ranelle de *Cassidaria*, c'est que dans ce dernier, la partie antérieure du jabot se sépare de l'œsophage. La partie isolée est encore faible dans *C. echynophora* (fig. 49, *t*) mais elle atteint 3 millimètres dans *C. thyrrena* (fig. 50, *t*). Chez les deux espèces la partie antérieure présente une couleur blan-

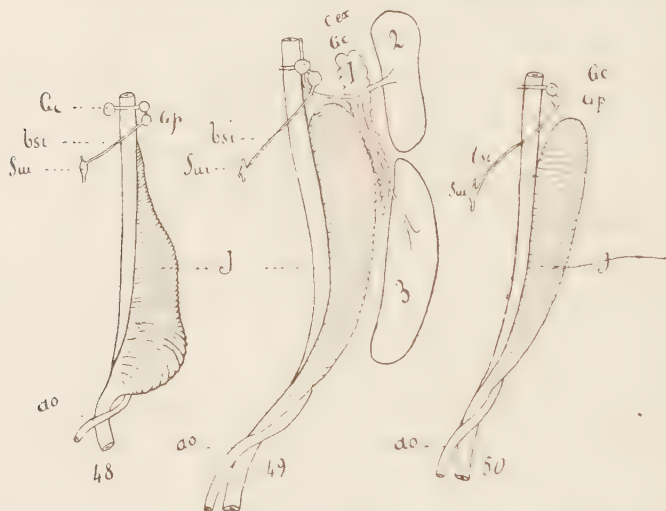


Fig. 48, 49, 50. — Jabots, J. — Fig. 48, de *Cassis saburon*; fig. 49, de *Cassidaria echynophora*; fig. 50, de *Cassidaria thyrrena*. — Gc, ganglion cérébroïde; Gp, ganglion pleural; Sui, ganglion sus-intestinal; bsi, branche supra-intestinale de la chiasstoneurie; ao, aorte; 1, lobe salivaire acineux; 2, 3, lobes salivaires sacciformes.

che, tandis que le reste est jaune brun, Dans son entier, le jabot est toujours marqué de stries transversales alternativement claires et sombres. En avant passe comme d'ordinaire la branche supra-intestinale et, en arrière, l'aorte antérieure.

L'œsophage présente toujours son maximum de largeur en avant, son diamètre diminue graduellement sur une longueur de 5 millimètres dans *C. thyrrena* et de 10 millimètres dans *C. echynophora*. A partir de là le calibre est constant jusqu'au jabot. Les deux faces sont toujours différenciées

extérieurement; la face supérieure est blanche, consistante, presque plane, tandis que la face inférieure est grise, mince et fortement bombée. Cette dernière, dans la région élargie qui confine au bulbe, présente 4-5 boursouflures (*C. thyrrena*) et 10-12 (*C. echinophora*).

Dans les deux espèces, les bourrelets supérieurs bien développés s'étendent depuis le bulbe jusqu'à la partie postérieure du jabot, les deux inférieurs (*bid*, *big*, fig. 51, *t*) sont encore visibles sur une coupe transversale passant à quelques millimètres de l'entrée de l'œsophage dans le bulbe.



Fig. 51. — Coupe transversale de la région antérieure de l'œsophage chez *Cassidaria thyrrena*. — *bsd*, *bsg*, *bid*, *big*, bourrelets supérieurs et inférieurs droits et gauches.



Fig. 52. — Coupe transversale du jabot de *Cassidaria thyrrena*. — *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche.

Les deux conduits œsophagiens formés par la superposition des deux bourrelets supérieurs sont toujours tapissés par des cellules épithéliales caractéristiques pour chacun.

Dans la portion antérieure du jabot, portion détachée de l'œsophage, les bourrelets supérieurs font défaut; mais ils persistent dans la région de l'organe qui est encore fixée à l'œsophage, région où ils prennent un développement maximum; là leurs bords se replient (fig. 52, *t*) de manière à recueillir les produits de sécrétion et à les conduire soit en avant, soit en arrière, de telle sorte que le jabot, tout en étant encore une glande intrinsèque, fonctionne déjà comme glande extrinsèque.

La structure de la partie libre du jabot est la même dans les deux espèces ; la paroi interne est garnie de replis transversaux, tapissés d'une seule sorte de cellules semblables à celles que l'on trouve sur toute la longueur du canal inférieur œsophagien.

Dans la partie encore attachée à l'œsophage existent deux sortes de cellules, mais les positions respectives de celles-ci dans les deux espèces de *Cassidaria* doivent être décrites séparément.

Dans *Cassidaria echinophora*, l'arrangement est le même que dans *Cassis Saburon* (fig. 74, Pl. IX). La face ventrale présente intérieurement un bourrelet longitudinal médian, duquel se détachent des replis transversaux dirigés à droite et à gauche et fixés aux parois latérales du jabot. Dans le voisinage du bourrelet médian, ces replis transversaux, ramifiés à leur tour, sont garnis de grandes cellules semblables à celles de la face inférieure de l'œsophage, tandis que latéralement, ils sont recouverts de petites cellules cubiques à contenu granuleux brunâtre.

La figure 52, *t*, représente une coupe de la région moyenne du jabot de l'autre espèce (*C. thyrræna* ; la face supérieure est rejetée à gauche et la face inférieure à droite par suite de la torsion. La coupe est un peu oblique de manière à intéresser plusieurs replis transversaux. Ceux-ci s'étendent de droite à gauche et ne sont plus interrompus par le bourrelet médian qui fait défaut. Ils ont sensiblement la forme d'un demi-cercle et leur insertion sur les parois du jabot produisent ces bandes alternativement claires et sombres qu'on observe de l'extérieur. Ils ne sont pas rigoureusement plans, mais leur surface présente de nombreuses sinuosités, qui dans la région médiane s'anastomosent avec celles des replis adjacents. Au point de vue histologique, chacun d'eux comprend trois régions : une médiane et deux latérales symétriques. Dans la région médiane, qui correspond au bourrelet inférieur, les replis sont garnis de grandes cellules incolores déjà connues, tandis que dans les régions

latérales ils sont recouverts de petites cellules brunes. Latéralement, les sinuosités sont beaucoup plus accusées qu'au milieu, ce qui tient sans doute à ce que les cellules blanches, d'aspect muqueux, se sont gonflées sous l'influence de l'eau et ont comprimé les parties latérales. Quoi qu'il en soit, le jabot nous apparaît encore ici différencié en trois régions : une médiane de même nature que le canal inférieur œsophagien, dont elle n'est que le prolongement, et deux latérales symétriques qui ont conservé l'aspect primitif des poches œsophagiennes des Diotocardes ; mais il est à noter que la partie antérieure libre du jabot présente une structure uniforme, qui est celle du canal inférieur de l'œsophage.

Malard (1) a étudié le jabot d'un certain nombre de Ténio-glosses carnassiers. Je cite le passage relatif aux deux derniers genres que je viens de décrire : « Chez la *Cassidaria thyrræna* et les types voisins, *Cassis saburon*, *C. textulus*, la dilatation [jabot] montre une sorte de tendance à se séparer de l'œsophage, qui semble ainsi ramper sous l'organe en le côtoyant, mais une fente fermée par une sorte de valvule en bourrelet fait communiquer la poche glandulaire avec l'œsophage. Les feuillets, toujours transversaux, se trouvent dès lors ici appendus presque uniquement à la paroi supérieure. » La tendance du jabot à se séparer de l'œsophage en avant est bien exacte pour *Cassidaria*, mais fautive pour *Cassis saburon* où on remarquerait plutôt une tendance à la séparation d'arrière en avant. Il existe deux bourrelets et non un seul fonctionnant comme valvule ; enfin, les feuillets appartiennent à la face ventrale ramenée en haut par la torsion et non à la face dorsale de l'œsophage. Ici comme ailleurs, le jabot est une dilatation de la face ventrale. Passant à l'histologie de l'organe, l'auteur dit avec raison que « chaque feuillet est recouvert de cellules de deux sortes, les unes semblables à des cellules muqueuses, les autres granuleuses semblables à des cellules à ferment », mais il ne dit

(1) Malard, *loc. cit.*

rien relativement à la place qu'occupent les cellules sur le feuillet et, comme il n'a pas étudié l'œsophage, il n'a pas vu les rapports étroits qui unissent le jabot au canal inférieur de celui-ci.

Avant d'aller plus loin, il importe de faire quelques remarques sur les animaux à trompe que nous venons de passer en revue. Tous appartiennent aux Proboscidiifères siphonostomes avec radule normale de Téniglosse 2. 1. 1. 1. 2 et sont encore pourvus de mâchoires. Chez tous, l'organe proboscidien est encore relativement court par rapport à sa largeur : la Ranelle, malgré sa longue trompe, ne doit pas être considérée comme faisant exception, si on réfléchit à la largeur de la trompe et à la taille énorme de l'animal. Les dimensions de l'œsophage sont en rapport avec celles de la trompe, c'est-à-dire qu'il est court, mais large. En général, les deux canaux œsophagiens, séparés par les bourrelets, sont tapissés de cellules très différentes et l'épithélium glandulaire du conduit inférieur se prolonge jusque dans le jabot, où il existe, en outre, des cellules d'une autre nature. Lorsque la trompe est rétractée, l'œsophage forme un léger coude sous la gaine et à gauche de la ligne médiane du corps.

Le jabot présente des rapports variables avec l'œsophage : tantôt il est rattaché à ce dernier sur toute sa longueur ; tantôt sa partie antérieure, tantôt sa partie postérieure semblent se détacher de l'œsophage.

Parmi ces Proboscidiifères, nous avons trouvé des trompes un peu différentes. Chez Cyprée, Naticae, Cassidaire, Ranelle, l'allongement terminal seul a produit la trompe, tandis que chez *Cassis*, et surtout *Dolium*, il s'est formé, en outre, un autre allongement qui a donné le trocart.

Ces Proboscidiifères ont donné naissance à deux groupes bien distincts : les Rachiglosses et les Toxiglosses, chez lesquels nous devons examiner les poches œsophagiennes séparément. Je me propose donc de suivre les transformations du jabot et du canal œsophagien dans ces deux groupes, et

de montrer que les transformations qu'on observe sont en rapport avec l'absence ou la présence du trocart, c'est-à-dire avec la forme définitive de la trompe.

Rachiglosses. — Ils dérivent des Proboscidières précédents par la continuation de l'allongement terminal de ceux-ci. Cet allongement a donné une trompe de plus en plus longue, mais de moins en moins large; le bulbe s'est étiré davantage et, comme conséquence, les mâchoires sont disparues, les dents latérales également, et la formule dentaire est devenue 1. 1. 1. La partie postérieure des poches étant restée en place, toujours limitée par le nerf de la chias-toneurie et l'aorte, l'œsophage s'est allongé en même temps qu'il s'est rétréci. Aux deux états de protraction et de rétraction de la trompe, le bulbe conservant toujours la même position à l'extrémité de celle-ci, l'œsophage, de rectiligne qu'il est pendant la protraction, se coude fortement pendant la rétraction. Dans ce mouvement de retrait, une partie de la trompe devient la gaine (partie libre de la gaine) qui se loge dans la cavité antérieure du corps, comprimant et refoulant les organes qui s'y trouvent. On peut déjà prévoir que l'allongement terminal exagéré n'a pas été sans action sur l'état des poches œsophagiennes des Proboscidières.

Rapana bezoar. — La figure 13, Pl. II, représente un Purpuridé, le *Rapana bezoar* ouvert, l'appareil probosciden rétracté ayant été relevé. Il est facile de se rendre compte de la position des organes, si on suppose ramenées dans leur position normale les parties qui ont été relevées. La gaine de la trompe est encore courte (Ga) et, de sa partie postérieure, fait saillie le bulbe (B). Ces deux organes occupent, en grande partie, la cavité antérieure; ils reposent sur les ganglions cérébroïdes et la portion œsophagienne qui s'étend en arrière de ceux-ci. De chaque côté de la gaine, sur le plancher de la cavité antérieure, se trouvent les glandes salivaires annexes (gla, g'l'a'). En avant des ganglions cérébroïdes, leurs canaux excréteurs se réunissent en un canal unique qui se dirige d'avant en arrière, sous la face

inférieure de la gaine et du bulbe ; arrivé au niveau de la région postérieure de ce dernier, le canal rebrousse chemin d'arrière en avant, s'engage entre la gaine et le bulbe et vient s'ouvrir à la partie antérieure de ce dernier. Au-dessus des glandes salivaires annexes se trouvent les glandes salivaires normales (*gln*, *g'l'n'*) ; leurs canaux excréteurs, après s'être mis en rapport avec l'œsophage, se dirigent avec lui d'abord d'avant en arrière, puis d'arrière en avant pour passer sur la face supérieure du bulbe, dans lequel ils débouchent à l'endroit connu.

L'œsophage se dirige d'abord d'avant en arrière, puis, au niveau de la partie postérieure du bulbe, il se coude de haut en bas, s'engage d'arrière en avant sous le bulbe et la gaine qu'il suit jusqu'en avant des colliers nerveux. Là, il forme un nouveau coude, traverse les colliers nerveux et se dirige d'avant en arrière sur le plancher de la cavité antérieure. Cette dernière partie réfléchie reçoit, à une certaine distance des colliers nerveux, le court canal excréteur d'une glande connue sous le nom de glande de Leiblein (*G/*). En avant de celle-ci passe la branche sus-intestinale de la chias-toneurie (*bsi*). L'aorte antérieure, située d'abord à gauche de l'œsophage, passe sur celui-ci et sur la glande, atteint ainsi le côté droit de celle-ci, puis se coude de droite à gauche et de haut en bas, pour venir se placer de nouveau dans le voisinage de l'œsophage, mais sur son côté droit. Elle traverse ensuite les colliers nerveux, puis longe la face inférieure de la gaine tout en restant comprise entre l'œsophage à gauche et le canal excréteur commun des glandes annexes à droite. Elle s'engage ensuite sous le bulbe, tandis que l'œsophage passe au-dessus.

Depuis le bulbe jusqu'à la glande de Leiblein, l'œsophage présente des caractères sur lesquels il faut revenir. Sur l'anse qui s'étend sous la gaine, de la face postérieure du bulbe jusqu'aux ganglions cérébroïdes, on observe une dilatation connue sous le nom de pharynx de Leiblein (*Ph*). Elle est beaucoup plus rapprochée des ganglions cérébroïdes que de

la partie postérieure du bulbe ; sa forme est celle d'une poire ou d'un cône, dont l'axe est situé dans le prolongement de l'œsophage, le petit bout dirigé du côté des ganglions et le gros bout du côté du bulbe. Par sa forme, elle rappelle assez le jabot de certains Téniglosses, en particulier de Ranelle ; l'œsophage ne l'aborde pas tangentiellement selon une génératrice, mais il se met en rapport avec elle par le milieu de sa base. En avant de la poire, c'est-à-dire dans la région qui s'étend depuis le bulbe jusqu'à elle, l'œsophage est relativement grêle ; de la poire aux ganglions cérébroïdes,

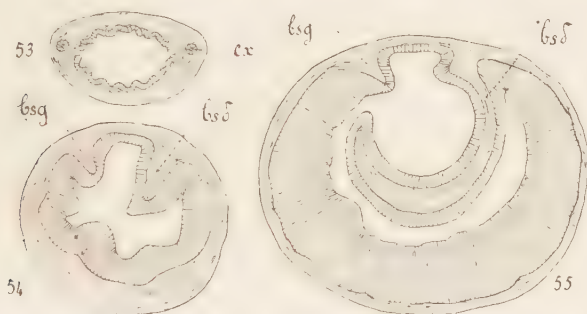


Fig. 53, 54, 55. — *Rapana bezoar*. — Fig. 53. Coupe de l'œsophage en arrière du bulbe ; fig. 54, un peu en avant du pharynx de Leiblein ; fig. 55, intéressant la partie antérieure du pharynx ; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche ; *cx*, canal excréteur des glandes salivaires normales.

le diamètre n'a pas changé, mais immédiatement en arrière de ceux-ci, il augmente graduellement jusqu'à la glande de Leiblein. Cette région dilatée est importante à étudier. Déjà de l'extérieur on distingue, même à l'œil nu, deux régions (*cx* et *ci*) séparées par une ligne sinuée ; l'une (*cx*) est d'un blanc jaunâtre, l'autre d'un blanc grisâtre. Si on observe l'autre face de cette portion œsophagienne, celle qui repose sur le plancher de la cavité antérieure, on remarque la même division longitudinale en deux parties.

Une coupe transversale passant un peu en arrière du bulbe nous montre la face interne de l'œsophage garnie d'un

grand nombre de petits replis longitudinaux (fig. 53 *t*) recouverts d'un épithélium continu, formé de cellules semblables et de dimensions moyennes. On ne rencontre ni les deux bourrelets supérieurs, ni les grandes cellules incolores du canal inférieur. Dans l'épaisseur des parois s'observent les canaux excréteurs des glandes salivaires (*ex*). Cette structure simplifiée se rencontre jusque dans le voisinage du pharynx de Leiblein, c'est-à-dire sur toute la partie rétrécie de l'œsophage, mais elle change à quelques millimètres en avant de cet organe : les bourrelets supérieurs font leur apparition, le droit étant un peu plus gros que l'autre (fig. 54 *t*). L'épithélium est différencié à partir du sommet des bourrelets ; du côté supérieur, les cellules sont petites et semblables à celles qu'on rencontre plus en avant sur toute la surface interne ; du côté inférieur, les cellules sont grandes, incolores et rebelles aux réactifs colorants. En résumé, à part les dimensions des bourrelets, la structure est la même que celle de l'œsophage de *Cassidaria*.

La figure 55 *t* représente une coupe transversale du pharynx de Leiblein passant à une petite distance de sa base. On y retrouve les deux bourrelets (*bsd*, *bsg*), mais tandis que le gauche a conservé les dimensions qu'il présentait dans la coupe précédente, le droit a pris un développement énorme. Trop large pour pouvoir s'étendre horizontalement dans la cavité du pharynx, il s'est replié en une sorte de gouttière à concavité supérieure. Les deux bourrelets sont tapissés de petites cellules, ainsi que la paroi œsophagienne qui les réunit supérieurement, mais inférieurement on rencontre de très grandes cellules cylindriques qui, au niveau des bourrelets, passent insensiblement à la forme des cellules de la face supérieure. Bien que ces cellules présentent la même forme que celles qu'on rencontre d'ordinaire sur la face inférieure de l'œsophage, elles m'ont toujours paru présenter une plus grande affinité pour les réactifs colorants, mais cette propriété est peu importante et insuffisante pour les distinguer de celles-ci, car plus en arrière, mais toujours

dans le pharynx, on retrouve ces grandes cellules incolores, rebelles aux réactifs colorants.

Le bourrelet supérieur droit ne s'insère pas sur la paroi du pharynx selon une génératrice, mais selon une ligne contournée de droite à gauche et d'avant en arrière, en passant par la face supérieure; en d'autres termes, il est contourné dans l'intérieur du pharynx de la même manière que dans les jabots de *Natice*, *Cyprée*, etc. Cette ligne sinueuse apparaît en blanc à l'extérieur du pharynx, grâce au renforcement qu'elle procure à la paroi. Le bourrelet n'est pas fixé à la paroi sur toute sa longueur; il présente une partie libre également en forme de gouttière tordue qui fait librement saillie dans l'intérieur du pharynx. Cette partie libre n'atteint pas le sommet de la poire, car si on pratique une coupe transversale au niveau des deux tiers postérieurs de l'organe, on ne trouve plus qu'un cercle continu, sans bourrelets, ni à droite, ni à gauche; toute la surface interne est alors tapissée d'un épithélium continu à grandes cellules incolores.

Entre le pharynx et les colliers nerveux, l'œsophage est de nouveau très étroit; une coupe transversale faite à ce niveau ne montre plus les deux bourrelets supérieurs ni les grandes cellules incolores qui caractérisent d'ordinaire la face inférieure du tube œsophagien.

En arrière des colliers, l'œsophage se dilate progressivement jusqu'à la glande de Leiblein, en même temps qu'il présente une différenciation extérieure. A une faible distance en arrière des ganglions cérébroïdes, l'épithélium qui le tapisse intérieurement est encore simple, non différencié, et formé de petites cellules cubiques; mais du milieu de la face inférieure s'élève un bourrelet (*bi*, fig. 56 *t*) que les coupes suivantes vont me permettre d'homologuer au bourrelet inférieur des poches œsophagiennes des *Diotocardes* et du jabot de *Cassis*.

En effet, la coupe suivante (fig. 57 *t*), passant à peu près à égale distance des ganglions cérébroïdes et de la glande de Leiblein, nous montre les deux bourrelets (*bsd*, *bsg*) et, entre

les deux, le bourrelet (*bi*), fort réduit, mais encore très caractéristique. L'épithélium inférieur est de nouveau formé par les grosses cellules incolores, tandis que l'épithélium situé au-dessus des bourrelets supérieurs est formé de cellules cubiques. Nous avons maintenant la signification de la différence d'aspect que présente cette région quand on l'observe de l'extérieur : elle est due précisément à la différenciation des épithéliums qui tapissent l'intérieur.

La figure précédente nous montre que, dans cette région, l'œsophage est encore divisé en deux canaux différenciés, comme dans *Cassidaire*, etc., mais avec cette différence

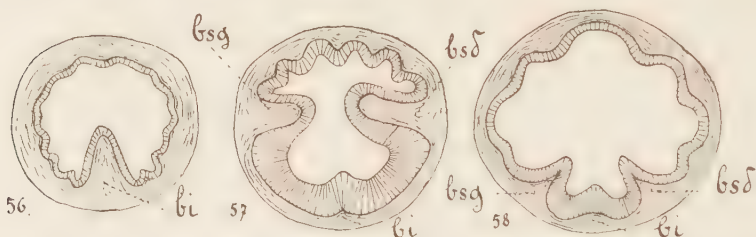


Fig. 56, 57, 58. — *Rapana bezoar*. — Trois coupes transversales de la portion œsophagienne située en arrière des colliers nerveux, la dernière passant très près de la glande de Leiblein. — *bi*, bourrelet inférieur; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs droit et gauche.

qu'ils communiquent largement entre eux par l'espace libre qui existe entre les sommets des bourrelets supérieurs. A mesure qu'on se rapproche de la glande de Leiblein, le canal inférieur, tout en conservant ses caractères anatomiques, se rétrécit de plus en plus (fig. 58 *l*), de manière à former une gouttière dans le fond de laquelle s'ouvre le court canal excréteur de la glande de Leiblein. Les bourrelets s'arrêtent à ce niveau, c'est-à-dire qu'ils ne pénètrent pas dans la glande et qu'ils ne se continuent pas dans la portion œsophagienne qui suit. L'épithélium à grandes cellules incolores ne se continue pas davantage dans la région postérieure de l'œsophage, mais il se prolonge sans modifications dans le court canal excréteur et dans la partie antérieure de la glande où il est porté par des lamelles ramifiées.

Nous constatons ici que les relations de la glande de Leiblein avec l'œsophage sont les mêmes que celles du jabot des Proboscidières. La structure est aussi la même; la seule différence qui existe réside dans la forme. Nous nous proposons d'expliquer plus loin cette différence de forme.

Dans le genre *Rapana*, le tube œsophagien diffère de celui des Proboscidières : *Cassis*, *Cassidaria*, etc., par les différenciations dans le sens de sa longueur, de deux régions dépourvues de grandes cellules incolores alternant avec deux régions qui en sont pourvues. Si nous remarquons que les grandes cellules incolores, ainsi que les bourrelets supérieurs, manquent précisément dans les régions où l'œsophage présente son minimum de diamètre, et qu'au contraire nous retrouvons ces formations bien caractérisées dans les régions dilatées, nous pouvons conclure qu'il existe entre le rétrécissement et la disparition de ces parties une relation de cause à effet, et nous devons chercher à expliquer la disparition des cellules incolores par les causes qui ont amené le rétrécissement. Les parties rétrécies de l'œsophage sont au nombre de deux : l'une en avant du pharynx de Leiblein, l'autre en arrière, au niveau des colliers nerveux.

Quand on ouvre un Rachiglosse conservé dans l'alcool, la trompe est en général rétractée, mais il n'est pas rare aussi de la trouver évaginée. Dans chacun de ces cas, le pharynx de Leiblein occupe des positions très différentes. Dans une trompe invaginée, la pointe de la poire s'engage dans les colliers nerveux; la portion œsophagienne située en avant de sa base forme une anse plus ou moins longue logée sous la gaine de la trompe (fig. 13, Pl. II). Si la trompe se dévagine, l'anse œsophagienne rentre dans la gaine et la base de la poire vient s'appliquer contre la face postérieure de la gaine dévaginée. Celle-ci ayant la forme d'un entonnoir, on s'explique la forme arrondie de la poire dans sa partie antérieure, forme qui est celle d'une calotte sphérique au sommet de laquelle pénètre l'œsophage. Dans ce mouvement de va-et-vient de la trompe et de la gaine, l'œsophage qui est

dans leur intérieur est à chaque instant soumis à l'étirement et à des pressions latérales. Ces deux causes, étirement et pressions latérales, me paraissent suffisantes pour expliquer la réduction du calibre du tube.

Quant au pharynx de Leiblein, il correspond à une portion très restreinte de l'œsophage, qui, dans les mouvements d'invagination et d'évagination de la trompe, ne rentre jamais dans la gaine en avant et ne franchit pas les colliers nerveux en arrière. On peut donc concevoir cet organe comme le reste d'une glande, ayant occupé primitivement, chez les formes à œsophage relativement court et large, toute la longueur de ce dernier et qui, par suite de l'allongement terminal de la trompe et des mouvements alternatifs de celle-ci, n'aurait pu subsister qu'à l'endroit où l'œsophage n'était pas comprimé par ces mouvements.

On peut expliquer mécaniquement aussi la forme en spirale du bourrelet droit dans l'intérieur de la poire. En effet, lorsque la trompe est dévaginée, l'œsophage présente depuis le bulbe jusqu'au jabot une direction rectiligne; mais quand la trompe se rétracte, l'anse œsophagienne se place sous la gaine et toujours à gauche de l'axe de la trompe (probablement à cause des organes génitaux développés à droite); il en résulte que si l'œsophage reprend sa direction rectiligne primitive, il doit exécuter un mouvement de torsion; celui-ci ne peut pas se produire dans la partie de l'œsophage qui rentre en ligne droite dans la trompe, mais seulement dans la partie postérieure de l'anse, c'est-à-dire au niveau du pharynx; ainsi pourraient s'expliquer le développement exagéré du bourrelet droit et sa torsion à gauche dans cette région très restreinte de l'œsophage. Du reste, cette supériorité du bourrelet droit sur le gauche et sa torsion se rencontrent aussi dans tous les jabots de *Cyprée*, *Cassis*, etc., qui sont également tordus.

Le deuxième rétrécissement de l'œsophage, celui qui est situé au niveau des colliers nerveux, est dû à une autre cause. Chez les Proboscidières, les colliers nerveux sont très

larges et l'œsophage peut se déplacer quelque peu dans leur intérieur sans subir de compression. Chez les Rachiglosses, au contraire, les colliers sont très étroits et l'œsophage qui les traverse ne peut plus se mouvoir librement et présente en ce point une sorte d'étranglement.

Si nous comparons maintenant le pharynx de Leiblein dans les principales familles de Rachiglosses, nous remarquons qu'il va en diminuant de volume des Purpuridés aux Muricidés et aux Buccidinés, et qu'il manque en général chez les Fusidés. Cette réduction nous apparaît encore ici être en raison directe de la réduction du calibre général du tube œsophagien et en raison directe de l'allongement de la trompe.

A part les différences de taille, le pharynx présente les mêmes caractères chez les Purpuridés et les Muricidés; le bourrelet supérieur droit est toujours puissant et contourné en spirale, comme il a été dit plus haut; mais chez les Buccinidés il est beaucoup plus faible et chez *Bullia mauritiana* il est à peine plus gros que le gauche et s'étend peu dans l'intérieur du pharynx.

L'anatomie de l'organe de Leiblein a été faite par Haller (1) dans le *Concholepas*. Il le décrit comme ayant la forme d'une poire dont la base est dirigée en avant, la pointe en arrière; il est placé en avant du collier nerveux et présente dans son intérieur une forte saillie annulaire, prolongement de la face inférieure de l'œsophage, saillie qui agirait à la manière d'une soupape pour régler la marche des aliments.

Par ce passage, on voit que l'auteur n'établit aucune relation entre cette saillie, qu'il dit annulaire, et le bourrelet droit, relation d'autant plus facile à voir chez *Concholepas* que, d'après la description de l'auteur, les bourrelets existent en avant de la poire. Quant au rôle de régulateur de la nourriture qu'il attribue au bourrelet, il me paraît d'autant plus problématique que je n'ai jamais trouvé de nourriture dans l'intérieur de la poire.

(1) Haller, *Die Morphologie der Prosobranchier* (*Morph. Jahrbuch.*, XIV, 1888, p. 92).

Plus loin, l'auteur ajoute qu'il existe une certaine relation entre le « développement de cette glande et le régime carnassier ». Ce qui reviendrait à dire que le pharynx est une formation nouvelle, commençant aux Buccinidés pour atteindre son maximum aux Purpuridés, ou, en d'autres termes, que les Buccinidés sont des formes moins carnassières et plus archaïques que les Purpuridés. Mais si nous examinons la puissance de la trompe chez ces animaux, nous remarquons que la glande décroît à mesure que la trompe s'allonge. Si cette glande était en rapport avec le degré de voracité de l'animal, il faudrait admettre alors que la longueur de la trompe n'est plus un indice du degré de voracité de l'animal.

Je sais que cette succession indiquée par Haller est admise dans la plupart des ouvrages classiques et qu'en sa faveur viennent témoigner certains caractères anatomiques, entre autres le développement progressif des glandes salivaires annexes et le développement également progressif de la glande de Leiblein. Je comprends qu'il est difficile d'admettre que les glandes annexes ont apparu brusquement chez les Purpuridés avec leur maximum de développement; mais si on remarque que ces glandes se rencontrent à l'état rudimentaire chez certains *Terebra*, il semblera plus difficile encore de considérer les Toxiglosses comme formes plus anciennes que les Purpuridés. Quant au développement progressif de la glande de Leiblein des Fusidés aux Purpuridés, il ne me paraît pas admissible : la glande de *Concholepas* ressemble beaucoup plus au jabot des Proboscidières que celle des Buccinidés, et l'orsophage des Purpuridés et des Muricidés nous montre encore en certaines places ces glandes-cellules incolores si caractéristiques qu'on rencontre sur toute la longueur de l'orsophage des Proboscidières.

Haller signale en outre, dans le pharynx de Leiblein de *Concholepas*, une autre glande qui est située en arrière, du côté du sommet et vers le bas. Il la représente, dans sa figure 71, comme formée par 7-8 petits tubes qui s'ouvrent dans l'intérieur de la poire, mais qui ne font pas saillie sé-

parément au dehors; l'épithélium qui les tapisse est toujours formé de grandes cellules incolores, qui ne prennent aucun réactif colorant connu. Remarquons que la coupe est longitudinale et qu'au lieu de tubes nous devons avoir autant de petites fossettes, et comme celles-ci sont placées sur la face inférieure de la poire et, de plus, qu'elles sont tapissées par les grandes cellules incolores, on voit sans peine qu'elles correspondent aux pochettes de Ranelle, *Cassis*, *Cassidaria*, etc.

Dans le *Concholepas*, il existe encore, entre les colliers nerveux et la grosse glande impaire, une formation glandulaire que B. Haller désigne sous le nom de « mittlere Vorderdarmdrüse ». Examinée par la face inférieure, dit l'auteur, elle présente deux moitiés séparées par un sillon longitudinal : chaque moitié est divisée de nouveau par des sillons transversaux en un certain nombre de lobes placés les uns derrière les autres. Elle fait à peine saillie sur la face inférieure; la coupe transversale montre que les deux moitiés latérales s'ouvrent ensemble dans la lumière du canal; l'épithélium est semblable à celui de l'élargissement piriforme et il est difficile de dire si cette glande est paire ou impaire. Pour résoudre cette difficulté, l'auteur a recours à une comparaison avec les autres Rachiglosses, particulièrement les *Murex*, chez lesquels on trouve en avant de la grosse glande impaire une petite glande d'aspect framboisé. Sa conclusion est que la « mittlere Vorderdarmdrüse » est impaire.

Pas plus que le pharynx de Leiblein, cette glande n'est une formation nouvelle, mais bien encore un reste du tube inférieur glandulaire, qui dérive lui-même, comme je l'ai dit plus haut, de la partie antérieure des poches œsophagiennes des Diotocardes, et ici le cas est d'autant plus remarquable que la structure de cette glande médiane se rapproche plus du jabot que de l'œsophage de Cassidaire. La figure 75 du mémoire d'Haller représente une coupe transversale de la « mittlere Vorderdarmdrüse ». Je remarque que les bourrelets supérieurs sont puissants, plus puissants que dans *Rapana*, et

qu'ils divisent la lumière de l'œsophage en deux parties communiquant ensemble sur la ligne médiane, entre les bourrelets. Le canal supérieur est tapissé par un épithélium à cellules moyennement hautes, tandis que le canal inférieur est recouvert d'un épithélium fortement plissé et à grandes cellules cylindriques. Je remarque en outre, sur le milieu de la paroi qui réunit inférieurement les deux bourrelets supérieurs, que la muqueuse est soulevée par un troisième bourrelet médian. En résumé, la figure 75 qu'Haller donne du *Concholepas*, ressemble à la figure 57 t de *Rapana*, avec cette

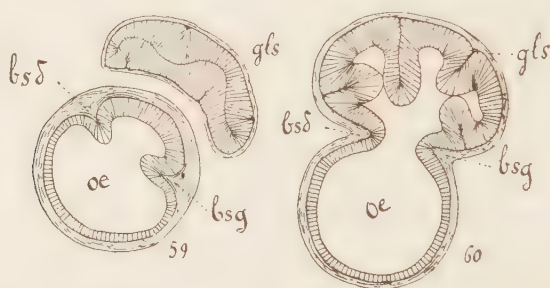


Fig. 59, 60. — *Murex brandaris*. — Fig. 59. Coupe transversale de l'œsophage passant un peu en avant du canal excréteur de la glande framboisée. — Fig. 60. La coupe intéresse le canal excréteur de cette glande supplémentaire *gls*; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs.

différence que l'épithélium à grandes cellules du canal inférieur est fortement plissé, caractère qui rappelle celui des pochettes de *Ranelle*.

J'ai étudié chez *Murex brandaris* la glande qu'Haller a signalée chez bon nombre de Muricidés. Elle est placée au-dessus de l'œsophage (*gls*, fig. 9, Pl. I), dans lequel elle débouche par un très court canal excréteur; son aspect est framboisé, comme le dit Haller. Une coupe transversale, passant un peu en avant du canal excréteur et intéressant à la fois l'œsophage et la partie antérieure de la glande, nous donne la figure 59 t. Dans l'œsophage (*oe*), nous voyons saillir les deux bourrelets (*bsd*, *bsg*). L'épithélium est différencié entre les bourrelets, mais les grandes cellules incolores sont

en haut et les petites en bas. Cette disposition, inverse de celle qu'on rencontre d'ordinaire, ne doit pas nous surprendre ; en effet, la glande framboisée étant comprise entre le nerf de la chiasoneurie et l'aorte, c'est-à-dire dans la région tordue de l'œsophage ; la face inférieure de celui-ci a été ramenée en haut et la face supérieure en bas.

Au-dessus de l'œsophage, nous remarquons la partie antérieure de la glande dont l'intérieur est garni de replis, sur lesquels reposent les grandes cellules incolores semblables à celles qu'on rencontre dans la portion d'œsophage qui fait face à la glande.

La coupe suivante passe par le canal excréteur ; les deux bourrelets (*bsd.*, *bsg.*, fig. 60 *t*) sont plus développés qu'en avant, l'intérieur de l'œsophage est tapissé de petites cellules cubiques et la glande est recouverte intérieurement de grandes cellules incolores. Cette glande se présente donc comme une évagination de la région comprise entre les bourrelets, et comme cette région appartient à la face inférieure de l'œsophage, ramenée en haut par la torsion, nous pouvons dire que la glande elle-même est une dilatation de la face inférieure de l'œsophage, et non de la face supérieure, comme le dit Haller.

Le canal excréteur de la glande de Leiblein débouche dans l'œsophage, en arrière de la petite glande framboisée et sur la même génératrice de l'œsophage. On peut donc dire aussi que la glande de Leiblein appartient à la face inférieure de l'œsophage, ramenée en haut par la torsion. Le canal excréteur, assez long, présente dans le voisinage de son embouchure dans l'œsophage un certain nombre de boursouflures (*bo*, fig. 8, Pl. I, dont l'intérieur est encore tapissé de grandes cellules incolores. Dans le corps de la glande, mais seulement dans le voisinage du canal excréteur, on trouve encore des cellules cylindriques moins hautes que les précédentes et se colorant à peine par les réactifs colorants, tandis qu'en arrière les cellules épithéliales sont cubiques et remplies de granulations brunes. La glande de Leiblein présente

donc, comme le jabot de *Cassis*, Cassidaire, etc., deux sortes de cellules.

J'ai retrouvé la glande framboisée dans *Iopas sertum*. L'œsophage, très étroit au niveau des colliers nerveux, s'élargit progressivement en arrière et présente à sa surface une dilatation piriforme (*gls*, fig. 76, Pl. X), dont le grand axe, long de 2 millimètres, est dirigé transversalement, le sommet de la poire tourné à gauche et la base à droite, celle-ci se rattachant largement à l'œsophage. A sa surface, on observe quatre bandes blanches transversales alternant avec des bandes sombres sinueuses. En arrière de *gls*, l'œsophage encore très large présente le même aspect jusqu'au canal excréteur de la glande de Leiblein. Des coupes nous indiquent que la glande a la même structure que celle du *Murex* et qu'elle appartient également à la face inférieure de l'œsophage. La portion œsophagienne comprise entre la dilatation (*gls*) et le canal excréteur de la grosse glande de Leiblein contient encore les bourrelets supérieurs et les grandes cellules incolores, mais cette différenciation œsophagienne ne va pas plus loin en arrière : les bourrelets s'arrêtent à l'embouchure du canal excréteur de la grosse glande, tandis que les grandes cellules se continuent dans son intérieur.

Par sa position entre le nerf de la chiasoneurie et l'aorte, par ses rapports avec la face inférieure de l'œsophage, la grosse glande de Leiblein des Rachiglosses présente les mêmes caractères que le jabot de Ranelle, *Cassis*, etc. Sa structure histologique est encore la même, au moins chez les formes les plus anciennes où l'épithélium est encore différencié en grandes cellules incolores et en petites cellules cubiques. Une différence est à signaler toutefois : chez les Proboscidières siphonostomes, les cellules sont portées par des replis transversaux assez régulièrement répartis dans l'intérieur de la glande, tandis que chez les Rachiglosses les replis internes, beaucoup moins développés, ne présentent plus de régularité.

Par leur forme, le jabot des Proboscidières siphonostomes et la glande impaire des Rachiglosses sont très différents.

La glande, placée à droite de l'œsophage, ressemble à un cône très irrégulier, la base dirigée en avant, la pointe effilée en arrière, l'axe parallèle à l'œsophage. La surface présente en général un sillon profond contourné en spirale qui s'étend de l'extrémité antérieure de la glande jusqu'à sa moitié environ et dans l'intérieur duquel passe l'aorte, dans son mouvement de torsion d'arrière en avant et de gauche à droite. D'un point du cône situé toujours à une certaine distance de la base, se détache le canal excréteur qui se rend à l'œsophage.

Comment expliquer cette différence de forme? Dans Cyprée, Naticæ, *Cassidaria thyrræna*, etc., le jabot présente deux parties bien distinctes : l'une antérieure, détachée de l'œsophage et dans laquelle ne se continuent jamais les bourrelets ; l'autre postérieure, dans laquelle le jabot proprement dit (partie glandulaire) est séparé du canal supérieur de l'œsophage par les bourrelets. Supposons que la partie libre du jabot s'accroisse de plus en plus, au détriment de la partie fixée, il arrivera un moment où le jabot lui-même le sera plus rattaché à l'œsophage que par un point, auquel aboutiront et se termineront les deux bourrelets. La glande ainsi obtenue serait bien extrinsèque, mais elle serait orientée en sens inverse de la glande de Leiblein ; il faut donc admettre que la cause qui provoquait la séparation déterminait en même temps le rejet de la glande en arrière.

Revenons aux Diotocardes à poches œsophagiennes bien développées (les *Turbos* et les *Troques*, par exemple). Lorsque le muflle s'allonge et devient rétractile, la partie postérieure des poches reste en place, entre le nerf et l'aorte, mais la partie antérieure s'allonge et se rétrécit pour former à ses dépens la partie antérieure de l'œsophage. Lorsque le muflle se rétracte, l'œsophage se coude et la face postérieure du bulbe vient buter contre la portion postérieure

des poches qui est restée en place. On comprend que, sous les efforts répétés du bulbe, la région antérieure dilatée de cette portion postérieure des poches œsophagiennes se sépare de l'œsophage. Ainsi peut s'expliquer la formation du jabot de Cyprée (figure 7, Pl. I), dans laquelle nous voyons à l'état de rétraction la face postérieure du bulbe fortement appliquée contre la face antérieure du jabot.

Lorsque le mufle s'allonge pour donner une trompe, celle-ci, à un certain moment, se replie à sa base pour former la gaine. A cet état ce n'est plus le bulbe qui, pendant la rétraction, vient buter contre le jabot, mais la face postérieure de la gaine (fig. 8, Pl. I). L'effet de celle-ci est évidemment le même que celui du bulbe. Plus la trompe s'allonge, plus la longueur de la gaine est considérable et plus loin aussi s'étend cette gaine en arrière pendant la rétraction. L'effort produit d'abord par le bulbe et ensuite par la gaine sur la partie antérieure du jabot étant continu, la séparation indiquée plus haut a dû être aussi continue. Mais que devenait la partie ainsi détachée ? Il est évident qu'elle ne pouvait pas exécuter un mouvement de rotation de 180° à droite pour venir se placer en arrière ; elle en aurait été empêchée par l'exiguïté de la cavité antérieure, et, si les choses s'étaient passées ainsi, nous devrions trouver des jabots présentant des formes en rapport avec ce mouvement ; de plus, si la glande de Leiblein était purement et simplement un jabot détaché de l'œsophage et retourné d'avant en arrière, sa structure devrait présenter d'abord les lamelles transversales qu'on rencontre si régulièrement réparties dans le jabot et ses deux extrémités devraient présenter la même structure. Il n'en est rien, comme on sait : il existe toujours deux régions bien distinctes dans la glande de Leiblein ; l'une antérieure, toujours garnie de replis irréguliers, anastomosés, mais toujours aussi richement glandulaire et se rapprochant beaucoup de la structure du jabot ; l'autre postérieure, effilée, dont les parois sont pauvres en éléments glandulaires quand elles n'en sont pas dépourvues.

Pour ces raisons, je considère cette partie postérieure comme étant une formation secondaire et je l'explique de la manière suivante.

La gaine de la trompe venant buter contre l'extrémité du jabot avant que celui-ci ait accompli son développement complet, et le jabot ne trouvant qu'une région libre en arrière pour se développer, il s'est formé dans sa partie postérieure une nouvelle région de croissance qui a donné tout d'abord l'illusion d'un jabot détaché de l'œsophage par ses deux extrémités. C'est évidemment cet état que Malard (1) a observé chez certaines Natices quand il dit que « la dilatation fusiforme chez les types précédents (*Cassiss*, *Cassidaria*) semble se ramasser sur elle-même en se détachant de l'œsophage à ses deux extrémités antérieure et postérieure ». Si la trompe s'accroît de plus en plus, la partie antérieure se sépare de plus en plus, mais comme l'espace nécessaire à son développement est insuffisant, cette partie détachée se trouve comprimée, les lamelles qui sont dans son intérieur perdent leur arrangement régulier et s'anastomosent pour former le feutrage qu'on rencontre dans cette partie antérieure de la glande de Leiblein. Mais pendant que ces modifications se produisent en avant, la région postérieure s'allonge de plus en plus et donne un tube pauvre en éléments glandulaires, tube qui s'étend plus ou moins loin en arrière, le long de l'œsophage. La figure 13, Pl. II, de *Rapana bezoar* nous montre la glande sous cette forme encore assez primitive; le canal excréteur est à peine indiqué et les deux régions de la glande sont assez distinctes et situées à peu près dans le prolongement l'une de l'autre.

Si la trompe s'accroît encore davantage (Pourpre, *Murex*), la gaine à l'état de rétraction refoule en arrière la glande tout entière, et alors se forme le canal excréteur (fig. 9, Pl. I) dont l'embouchure, en rapport avec l'extrémité des bourrelets, correspond à la partie terminale des poches œsopha-

(1) Malard, *loc. cit.*

giennes. La portion antérieure de la glande (A, fig. 77, Pl. X) de *Purpura lapillus*, ne trouvant plus suffisamment de place en avant, se réfléchit sur l'œsophage et se moule sur lui. La région postérieure (P), engagée entre l'aorte et l'œsophage, s'agrandit et produit des boursouflures autour de l'œsophage et surtout autour de l'aorte; de là la forme lobée que prend la glande et les impressions S et S' qu'elle présente à sa surface.

c. *Allongement terminal et intercalaire post-tentaculaire réunis, ou formes à trocart.* — Les Téniglosses Proboscidières siphonostomes comprennent des familles pourvues d'une trompe formée par allongement terminal seul et d'autres chez lesquelles l'allongement intercalaire s'est déjà manifesté pour donner un trocart rudimentaire. Nous avons montré comment le jabot des premières conduisait à la glande de Leiblein des Rachiglosses; nous allons maintenant essayer de faire voir que le jabot des secondes nous mène à la glande à venin des Toxiglosses.

Parmi les Téniglosses pourvus d'un trocart, nous avons déjà signalé certains Cassidaires Pyrules et *Cassis*, en particulier le *Cassis saburon* (fig. 3, Pl. I). Le jabot de ce dernier a été décrit avec celui de Cassidaire et nous l'avons représenté (fig. 48 t). Je ferai seulement remarquer ici que sa partie antérieure est rétrécie et se continue graduellement avec le canal inférieur de l'œsophage qui présente la même structure que lui, tandis que sa partie postérieure fortement dilatée semble déjà se détacher de l'œsophage.

Dolium olearium. — Les figures 1 et 2, Pl. I, montrent les relations du trocart et de la trompe. Celle-ci, élargie à sa base, n'est pas repliée pour former une gaine, et je pense que ses mouvements de protraction et de rétraction doivent être très limités, d'abord parce que je ne vois pas les muscles ordinaires rétracteurs de la trompe, ensuite parce que les glandes salivaires énormes remplissent toute la cavité antérieure du corps et s'opposent à l'invagination; enfin ce mouvement serait inutile, puisque la trompe est protégée par

le trocart. J'ajouterai encore que, dans les Ténioglosses pourvus d'un trocart, j'ai toujours trouvé la trompe dans les positions indiquées par les figures 1, 2 et 12 de *Dolium*.

La disposition de ces parties entraîne des conséquences multiples. La cavité antérieure conserve ses dimensions primitives, au lieu de les réduire en avant, d'abord d'une façon intermittente par l'invagination de la gaine libre, et ensuite d'une manière permanente par la formation de la gaine fixée. Les colliers nerveux ne sont pas recouverts par l'appareil proboscidien. L'œsophage ne se replie pas pour former l'anse caractéristique des Rachiglosses, qui porte le pharynx de Leiblein.

La figure 12, Pl. II, représente les organes contenus dans la trompe et dans la cavité antérieure, moins les glandes salivaires, qui ont été enlevées. Leur arrangement est spécial. Les ganglions cérébroïdes sont rejetés à gauche et les pédieux fort loin à droite; le ganglion sus-intestinal occupe sa position normale à gauche, la branche sus-intestinale de la chiasloneurie ne passe pas sur l'œsophage, mais est tout entière située à gauche. A la base de la trompe et en arrière des colliers nerveux, l'aorte (*ao*) forme un coude très prononcé de gauche à droite, avant de traverser ceux-ci au-dessus des ganglions pédieux. Ces dispositions s'expliquent si l'on admet que la torsion a intéressé la région des colliers nerveux. Dans la trompe, le bulbe et l'œsophage présentent toujours leur face supérieure tournée en haut, sauf à la base de la trompe, où l'œsophage est un peu tordu. Dans la figure, j'ai exagéré la torsion des organes de cette région pour montrer les appendices qui se détachent de la face inférieure de l'œsophage.

Le bulbe, très fort, 12 millimètres de long, remplit à peu près la moitié antérieure de la trompe; de sa face postérieure se détache l'œsophage, qui s'étend sensiblement en ligne droite jusqu'à la cavité viscérale. Sa partie antérieure, comprise dans la trompe et longue de 14 millimètres, est plus large que la suivante et présente sur sa face inférieure

de grosses boursofflures dont les dimensions croissent de l'avant à l'arrière. Les dernières, situées au niveau des colliers nerveux, se continuent dans un appendice cylindrique un peu renflé à son extrémité, long de 15 millimètres et qui s'étend transversalement de gauche à droite immédiatement au-dessus des connectifs cérébro-pédieux et cérébro-viscéral droits.

La partie postérieure de l'œsophage, comprise dans la cavité antérieure, en arrière de l'appendice, présente une forme régulièrement cylindrique.

La figure 78, Pl. X, montre le bulbe ouvert ainsi que la partie antérieure de l'œsophage. Nous reconnaissons tout de suite les deux bourrelets (*bsd*, *bsg*) limitant entre eux et les parois inférieures de l'œsophage un canal rempli d'une matière blanche d'aspect gélatineux ; mais si nous portons un fragment de cette matière sous le microscope, nous remarquons tout de suite que nous avons affaire à de grandes cellules incolores, rebelles aux réactifs colorants. On peut enlever facilement l'ensemble de ces cellules, car elles présentent beaucoup d'adhérence entre elles et très peu avec les parois qui les supportent. Cela fait, on observe au fond de la gouttière un troisième bourrelet très sinueux et ramifié qui, en avant, se divise pour aller rejoindre les parois latérales du bulbe. Cette partie antérieure de l'œsophage présente donc les mêmes caractères que chez *Ranella*, *Cassidaire*, etc., et avec quelque chose de plus : l'existence du bourrelet médian.

Les trois bourrelets se continuent dans l'appendice (fig. 75, Pl. IX), où ils sont visibles jusqu'à l'extrémité de ce dernier. Entre (*bi* et *bsg*), de même qu'entre (*bsd* et *bsg*), se développent de nombreux replis irréguliers (*r* et *r'*), sur lesquels on retrouve les grandes cellules incolores ; mais entre (*bsd* et *bi*) les replis n'existent qu'en arrière ; il en résulte ainsi un espace (*e*) qui communique avec le canal inférieur. L'appendice nous apparaît donc comme l'homologue du jabot de *Cassia*, *Ranella*, etc., et par suite comme l'homo-

logue de la partie postérieure des poches œsophagiennes. Une différence importante est à signaler ici ; tandis que chez les animaux précédents le jabot, ou partie postérieure des poches, est encore en place, chez *Dolium*, son homologue s'est détaché de l'œsophage, d'arrière en avant, et la longueur de l'appendice mesure la longueur de la partie détachée. En effet, nous savons qu'en général la position transversale de l'aorte sur l'œsophage limite postérieurement les poches ; dans *Dolium*, il est vrai que le point où l'aorte passe sur l'œsophage est très éloigné de l'appendice ; mais si nous ramenons celui-ci d'avant en arrière sur l'œsophage, nous remarquons que son extrémité libre occupe sa position normale par rapport à l'aorte (fig. 12, Pl. II).

Une autre remarque est encore à faire. Lorsque le jabot se sépare de l'œsophage d'avant en arrière, pour donner la glande de Leiblein, les bourrelets restent en place et continuent à faire partie de l'œsophage. Dans *Dolium*, c'est l'inverse. La présence et l'absence des bourrelets dans les parties détachées sont évidemment en rapport avec le sens de la séparation, et peuvent s'expliquer par l'absence des bourrelets en arrière du jabot et leur continuité en avant avec ceux de l'œsophage. Dans la séparation d'avant en arrière, les bourrelets auraient dû se rompre quelque part, pour faire partie de la glande extrinsèque ; on peut donc considérer leur résistance comme cause de la séparation du jabot au-dessous d'eux. Chez *Nerite*, Cyclophore et surtout Ampullaire, où la séparation se fait également d'arrière en avant, mais de chaque côté, les bourrelets se continuent aussi dans les parties détachées.

La gouttière et son diverticule étaient déjà connus de della Chiaje, Quoy et Gaymard, et considérés par ces auteurs comme une évagination du tube digestif terminée en cul-de-sac. Keferstein (1) fait remarquer qu'il ne s'agit pas d'un simple diverticule œsophagien, car l'intérieur contient

(1) Keferstein, *loc. cit.*, p. 934.

une matière gélatineuse qui est le produit de sécrétion de la glande. Haller (1) considère également le contenu du tube comme formé par une matière gélatineuse. Nous avons vu plus haut que cette soi-disant matière gélatineuse est formée par les cellules incolores portées en grande partie par le bourrelet inférieur très ramifié. Haller homologue l'appendice à la « mittlere Vorderdarmdrüse » du *Concholepas* et à la glande framboisée du *Murex*, qui se trouve au même endroit. Pour lui, l'homologue de la glande impaire serait une dilatation glandulaire située en arrière de la glande précédente. Cette formation peut exister dans le *Dolium galea*, que l'auteur a étudié, mais dans le *Dolium olearium*, je n'ai rien trouvé de semblable.

Cônes. — Les Cônes présentent beaucoup de caractères communs avec les *Dolium*. Les colliers nerveux occupent la même position à la base de la trompe rétractée, les ganglions cérébroïdes à gauche de l'œsophage, les pédieux à droite. La torsion à ce niveau du corps est encore indiquée par la position des otocystes, qui sont toutes deux placées à droite, et la position du bulbe que l'on considérerait naguère encore comme la gaine de la radule. Les trois dents latérales du *Dolium* sont allongées et ressemblent assez aux dards des Cônes. Le tube digestif est sensiblement rectiligne de l'extrémité libre de la trompe jusqu'à la cavité viscérale, aussi bien pendant la protraction de la trompe que pendant la rétraction, grâce au plissement (*pl*, fig. 18, Pl. III) de la gaine libre et au plissement en accordéon du tube buccal (*tb*).

À la base de la trompe existent deux dilatations dont l'antérieure appartient au bulbe et la postérieure à l'œsophage. C'est dans celle-ci, et par conséquent dans l'œsophage et non dans le bulbe, comme le dit Bergh (2), que débouche le canal excréteur de la glande à venin. L'embouchure de ce canal étant située à droite, immédiatement en arrière du

(1) Haller, *loc. cit.*, p. 572.

(2) Bergh, *loc. cit.*, p. 87.

bulbe, et la face inférieure de l'œsophage ayant été ramenée à droite par la torsion qui s'est produite à ce niveau, on voit que l'extrémité du canal excréteur de la glande à venin occupe la même position par rapport à l'œsophage et au bulbe que l'extrémité de la gouttière inférieure de *Dolium*, et par suite on peut homologuer le canal à la gouttière et la partie dilatée de la glande à venin à l'appendice glandulaire du *Dolium*. La glande à venin des Cônes peut donc être considérée comme une glande sous-œsophagienne de *Dolium* qui se serait séparée de l'œsophage d'arrière en avant jusqu'à son extrémité antérieure.

La glande à venin des Toxiglosses étant l'homologue de la glande sous-œsophagienne des *Dolium*, et cette dernière étant l'homologue de la glande de Leiblein des Rachiglosses, on peut considérer, comme il a été dit plus haut, toutes ces formations comme dérivant du jabot des Ténioglosses, qui lui-même est l'homologue des poches œsophagiennes des Diotocards.

L'homologie de la glande à venin et de la glande de Leiblein a déjà été signalée par Bouvier, mais l'auteur n'a pas cherché l'origine de cette glande dans les formes plus anciennes : « Elle n'existe pas dans les Ténioglosses et apparaît pour la première fois chez les Sténoglosses (1). »

d. *Opisthobranches*. — Dans tous les groupes bien caractérisés de Prosobranches, nous avons trouvé les homologues des poches œsophagiennes. On peut se demander si les Opisthobranches présentent des formations semblables. Pour résoudre cette question, nous allons examiner quelques types considérés comme les plus anciens parmi ces derniers.

Bulla ampulla. — La figure 79, Pl. X, montre en place la partie antérieure du tube digestif, les principaux centres nerveux et l'aorte antérieure.

En arrière du bulbe, l'œsophage présente une région

(1) Bouvier, *Observations anatom. et systém. sur quelques familles de Moll. Prosob. Sténoglosses* (Extrait du Bull. Soc. malac. France, V, mars 1888. p. 268).

cylindrique de longueur à peu près égale à celle du bulbe, puis vient une formation puissante connue sous le nom de gésier. On peut diviser celui-ci en deux parties : l'une antérieure, formée de trois lobes à parois minces (1,1',2). Entre les lobes (1,2), on observe la partie terminale de la glande salivaire droite (*gln*). Celle-ci étant placée au-dessus de la ligne médiane du gésier, on peut déjà prévoir que la face supérieure de celui-ci correspond à la face morphologiquement droite. La région postérieure du gésier (4) est simple et à parois très épaisses. En arrière, l'œsophage se continue pour atteindre l'estomac après un court trajet.

Le ganglion sous-intestinal (*G,so*) occupe la même position que chez les Prosobranches à longue chaîne viscérale. Le ganglion sus-intestinal (*G,su*) est placé à droite au lieu d'être à gauche, comme chez les Prosobranches, mais, tandis que le premier est placé sur le plancher de la cavité antérieure, le second est situé dans le voisinage du plafond, au niveau de la région postérieure du gésier. L'aorte, dans sa région postérieure, occupe la même position que chez les Prosobranches, c'est-à-dire qu'elle passe transversalement sur l'œsophage en arrière du gésier et de gauche à droite; mais après avoir atteint le côté droit, elle reste adhérente aux parois de la cavité antérieure, au lieu de venir se placer sous le tube digestif. Ces positions anormales de l'aorte et du ganglion sus-intestinal sont évidemment dues à la même cause, et cette cause me paraît devoir être cherchée ailleurs que dans un phénomène de détorsion du corps, attendu que la branche sous-intestinale, le gésier et les glandes salivaires ne sont pas détordus. Quoi qu'il en soit, si nous supposons le ganglion sus-intestinal, ramené à gauche, dans la position normale qu'il occupe chez les Prosobranches, nous remarquons que le gésier présente les mêmes relations que le jabot de ces derniers.

La preuve de la torsion du gésier ne nous est pas seulement offerte par la position de la glande salivaire droite. En effet, si l'on vient à faire tourner le gésier de 90° dans le

sens des aiguilles d'une montre, on obtient la figure 80, qui nous montre une symétrie parfaite par rapport à un plan médian vertical. Les deux glandes salivaires occupent leur position normale à droite et à gauche. Un sillon très net (*s*) indique le milieu de la région postérieure du gésier. Les deux glandes salivaires sont réunies entre elles par une branche (*b*), également glandulaire, qui déprime les parties sous-jacentes et les fait saillir en avant et en arrière, ce qui nous indique que les lobes (1 et 1') de la figure 79 appartiennent à un lobe unique, étranglé transversalement par

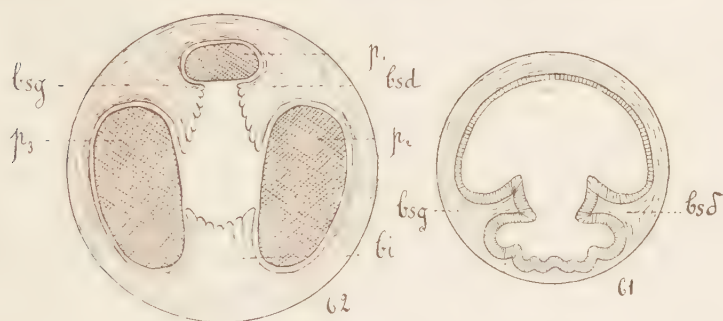


Fig. 61, 62. — Fig. 61. Coupe transversale de l'œsophage de *Bulla ampulla*. — Fig. 62. Coupe transversale du gésier de *Scaphander*. — *bi*, bourrelet inférieur; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs; *p*, plaque chitineuse supérieure; *p₁p₂p₃*, plaques latérales symétriques.

les glandes salivaires, et qui appartient à la face morphologiquement supérieure du gésier. Si l'on examine la face opposée (fig. 81), on remarque un troisième lobe (3), de chaque côté duquel se trouvent des parties absolument symétriques.

Le gésier ouvert laisse voir trois grosses plaques chitineuses (*p₁, p₂, p₃*, fig. 82), dans le prolongement desquelles se trouvent les lobes (1, 2, 3), et trois paires de plaques plus petites (*p'₁, p'₂, p'₃*) situées sur les bourrelets charnus qui séparent les grosses plaques.

Une coupe transversale pratiquée dans l'œsophage à une faible distance du bulbe (fig. 61 *l*), nous montre son inté-

rieur divisé en deux parties par les bourrelets (*bsd, bsg*). Le canal inférieur est tapissé par des cellules cylindriques, hautes, qui rappellent les cellules incolores des Prosobranches ; cependant elles en diffèrent par leur taille plus faible et la faculté qu'elles ont de fixer les matières colorantes. Le canal supérieur est tapissé par des cellules beaucoup plus petites. Les parois sont d'inégale épaisseur : au-dessus des bourrelets, la couche musculo-conjonctive de l'œsophage est environ trois fois plus épaisse qu'au-dessous, caractère qu'on rencontre souvent chez les Prosobranches.

Dans le gésier, le canal inférieur est divisé en deux moitiés symétriques par un troisième bourrelet, que l'on peut homologuer au bourrelet inférieur des Diotocardes. Les plaques chitineuses (p_2, p_3), sont situées dans les deux moitiés du canal inférieur, et la plaque p_1 dans le canal supérieur.

Dans *Scaphander*, les dispositions relatives des organes qui nous intéressent sont les mêmes que dans *Bulla*. Une différence est à signaler pour le gésier : tandis que dans *Bulla* les trois plaques sont semblables, dans *Scaphander* la plaque supérieure est beaucoup plus petite que les plaques latérales (fig. 62 *t*).

En résumé, dans ces deux Tectibranches, le gésier occupe la même position que le jabot des Prosobranches. Il est également tordu et présente intérieurement les trois bourrelets qu'on rencontre dans la partie antérieure de l'œsophage des Mollusques primitifs. Il existe une différence toutefois entre le jabot des Prosobranches et le gésier de ces Tectibranches : chez ces derniers, l'organe, au lieu d'être glandulaire, est pourvu de plaques triturantes puissantes, bien conformées pour briser les coquilles de Bivalves et de Gastéropodes qu'on rencontre toujours dans cette dilatation œsophagienne.

Dans l'*Aplysia punctata* (fig. 83) et chez les Aplysidés en général, le gésier est différencié en deux parties : l'une antérieure, à parois minces ; l'autre postérieure, à parois épaisses, garnies intérieurement de pièces cornées. La première

est évidemment l'homologue des lobes (1, 2, 3) de *Bulla* et la seconde correspond au lobe (4) du gésier du même animal.

Le cœur n'est plus situé en arrière du gésier, mais sensiblement au-dessus du sillon qui divise transversalement le gésier en deux parties. L'aorte antérieure passe transversalement de gauche à droite au-dessous du péricarde et au-dessus du gésier, atteint les parois de la cavité antérieure, avec lesquelles elle présente une adhérence assez intime, jusque dans le voisinage du bulbe.

Les glandes salivaires en forme de massue sont tordues autour du gésier ; la droite (*g/n*), après être passée au-dessus de cet organe, vient se terminer au-dessous de sa région postérieure, tandis que celle de gauche (*g'/n'*) passe au-dessous de la partie antérieure du gésier et se termine au-dessus de sa région postérieure. Le ganglion sous-intestinal occupe la même position que chez les Prosobranches, mais le sus-intestinal, au lieu d'occuper le côté gauche, est venu se souder au sous-intestinal, pour former avec lui un ganglion bilobé situé en avant de l'aorte antérieure.

Dans la partie antérieure de l'œsophage qui fait immédiatement suite au bulbe, on reconnaît encore, sur une coupe transversale, les deux bourrelets supérieurs (*bsd*, *bsg*).

Comme je l'ai indiqué depuis plusieurs années (1), le gésier des Aplysidés présente intérieurement de nombreuses pièces cornées, disposées selon quatre séries longitudinales, et extérieurement quatre gros troncs nerveux alternant avec les séries de plaques. On peut rapprocher ces différenciations de celles qu'on observe chez les Bullidés et voir dans le gésier des Tectibranches l'homologue des poches œsophagiennes des Prosobranches.

Une différence de position est à signaler entre le gésier des Aplysidés et le jabot des Prosobranches. Le gésier n'est plus nettement compris entre la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie et l'aorte. Plus loin je reviendrai sur ce

(1) A. Amaudrut, *Sur le système nerveux de la Dolabella Rumphii* (Bull. de la Soc. philom. de Paris, 13 février 1886).

point et donnerai la cause probable de ce déplacement.

Lorsque j'ai entrepris mon travail, je pensais le limiter au groupe des Prosobranches. Dans les derniers temps seulement, j'ai pensé qu'il pouvait y avoir quelque intérêt à comparer les formations œsophagiennes de ce groupe à celles des Opistobranches. Je crois avoir démontré que le gésier des Tectibranches est l'homologue des formations connues sous les noms de poches œsophagiennes, jabot, glande de Leiblein et glande à venin ; mais une lacune reste à combler : c'est la recherche de ces formations dans l'autre groupe d'Opistobranches. La difficulté de me procurer des sujets d'étude en nombre suffisant ne m'a pas permis de suivre pas à pas les modifications du gésier dans tout le groupe des Tectibranches, et moins encore de prévoir si son homologue existe chez les Nudibranches.

La torsion constante des organes contenus dans la cavité antérieure du corps, les relations à peu près constantes des poches œsophagiennes ou de leurs homologues avec la branche supérieure de la chiasstoneurie et l'aorte, m'ont conduit à chercher si ces faits pouvaient être expliqués par les hypothèses émises jusqu'ici sur la torsion en général et sur l'origine des Opistobranches en particulier.

VI. — REMARQUES SUR LA TORSION.

Il importe tout d'abord de définir les termes employés.

1° Prenons une tige cylindrique flexible AB, fixons l'extrémité A, et ramenons l'extrémité postérieure B en avant, de manière à faire prendre à l'ensemble la forme d'un U. Toutes les génératrices du cylindre auront conservé la forme de l'ensemble. Nous ne dirons pas dans ce cas qu'il y a torsion, mais simplement *flexion*. Les expressions telles que : flexion latérale droite d'arrière en avant, flexion ventrale ou inférieure d'arrière en avant, se comprennent suffisamment pour me dispenser de les définir.

2° Revenons au cylindre AB, fixons son extrémité antérieure A et faisons exécuter à son extrémité postérieure B un mouvement de rotation, par exemple de droite à gauche, en sens inverse des aiguilles d'une montre. Le cylindre conserve sa forme primitive, mais ses génératrices ne sont plus rectilignes; elles forment maintenant, chacune une ligne spirale dont la forme est en rapport avec l'angle de rotation de l'extrémité B. Pour fixer les idées, supposons que la rotation de l'extrémité postérieure ait été de 180° , chaque génératrice sera représentée sur le cylindre par une demi-spire. Pour ce cas seulement nous réserverons le mot *torsion*. Si nous considérons une série de points placés sur la génératrice supérieure et médiane du cylindre non tordu, nous voyons qu'après la torsion, les points situés au milieu de la génératrice sont placés à gauche, tandis que ceux qui occupent la région postérieure se trouvent maintenant à la face inférieure du cylindre.

La plupart des auteurs qui ont cherché à expliquer l'asymétrie des Mollusques partent d'une forme ancestrale voisine des Chitons, mais qui aurait deux branchies péri-anales et une commissure orthoneure sous-intestinale.

Pour Spengel (1), l'asymétrie se forme de la manière suivante : l'anوس de la forme ancestrale est ramené d'arrière en avant, dans le plan médian du corps, et les organes pairs voisins, les branchies surtout, exécutent une rotation de 180° autour du rectum.

Bütschli (2) admet un déplacement tout autre de l'anوس : à un certain stade du développement, le corps de l'animal est divisé en deux régions de croissance inégale. Le côté droit est frappé d'un arrêt de développement depuis la bouche jusqu'à la branchie gauche, tandis que le côté gauche accélère son développement. Comme résultats, le complexe anal

(1) Spengel, *Die Geruchsorganen und das Nervensystem der Mollusken* (Zeitschr. wiss. zool., t. XXV, 1881, p. 350 et 367).

(2) Bütschli, *Bemerkungen über die Wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, spec. der Asymmetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten* (Morpholog. Jahrb., t. XII, 1887).

est ramené en avant et sur le côté droit du corps, les organes gauches de la forme ancestrale (branchie, rein) disparaissent et le stade Tectibranche est atteint. Si le complexe anal conserve ses organes et si la croissance du côté gauche se poursuit plus longtemps, l'anus atteint la ligne médiane dorsale, la branchie ancestrale gauche se trouve maintenant à droite et la branchie droite à gauche du rectum, si bien que la commissure viscérale est croisée. Ce stade ne correspond à aucune forme connue ; mais si la chambre palléale se creuse davantage, l'anus et les branchies rentrent dans la cavité respiratoire, ce qui donne le stade représenté par les Haliotides. Pour passer aux Prosobranches Monobranches, il suffit d'admettre l'atrophie de la branchie ancestrale gauche et un agrandissement de la cavité palléale à gauche du rectum, agrandissement qui rejette à droite l'anus et la partie postérieure du tube digestif.

Lang (1) cherche à expliquer les causes de la torsion. La forme hypothétique qui lui sert de point de départ possède une chambre palléale contenant déjà l'anus et les deux branchies. La coquille, de patelliforme qu'elle est au début, devient conique afin de mieux protéger l'animal rampant ; mais cette forme entraîne un équilibre instable et à un certain moment elle s'incline à droite ou à gauche, généralement à gauche. Les organes gauches du complexe anal se trouvant, par suite, comprimés par la coquille, tout le complexe se déplace vers la droite, de manière à occuper la partie antérieure et dorsale du corps. De même que Bütschli, l'auteur admet que le type Opistobranchie est obtenu par un déplacement faible du complexe anal vers la droite.

Pelseneer (2) fait remarquer, avec raison, qu'il n'y a pas concordance complète entre les processus que Spengel et Bütschli font intervenir et les faits du développement. La

(1) Arnold Lang, *Versuch einer Erklärung der Asymmetrie des Gasteropoden*. Zurich, 1892.

(2) Pelseneer, *Recherches sur les Opistobranches* (Ext. du t. LIII des *Mémoires couronnés*. Acad. roy. de Belgique, 1894, p. 127).

cavité palléale et l'anوس, originaires postérieurs, sont d'abord ramenés en avant ventralement, puis à un certain stade de développement, l'allongement du pied en arrière faisant obstacle au rapprochement de la bouche, le rapprochement doit se faire par le côté. De là deux phases bien distinctes dans le phénomène.

1° Torsion ventrale dans un plan antéro-postérieur, torsion manifeste chez les Céphalopodes, Scaphopodes et Lamellibranches ;

2° Torsion latérale dans un plan à peu près perpendiculaire à celui de la première torsion et qui a pour résultat un transport de l'anوس en avant et au dos.

Dans un travail récent, L. Plate accepte la théorie de Bütschli et l'explique par un développement prédominant et progressif du lobe gauche du foie sur le lobe droit.

Dans les différentes théories que je viens de passer en revue, les auteurs n'ont envisagé que le complexe anal et la commissure viscérale, et n'ont tenu aucun compte des organes contenus dans la cavité antérieure du corps et des parois mêmes de cette cavité. Nous avons vu, dans les différents chapitres de ce travail, que la partie antérieure du tube digestif présente toujours une torsion de 180°, qu'il en est de même des glandes salivaires, dans tous les cas où ces organes sont restés en arrière des centres nerveux, et que l'aorte antérieure passe obliquement de gauche à droite sur l'œsophage, en arrière des poches œsophagiennes ou de leurs homologues. Tous ces faits constituent un facteur important dont on doit tenir compte pour expliquer l'asymétrie des Mollusques, et on peut se demander dès maintenant si le déplacement du complexe anal est la cause de la torsion des organes de la cavité antérieure, ou si, au contraire, il n'en est que la conséquence.

La théorie de Spengel, « torsion dorsale », c'est-à-dire flexion dorsale, est non seulement en opposition avec les faits embryologiques, mais elle ne nous permet pas de comprendre la torsion des organes de la cavité antérieure.

La torsion dans un plan horizontal, ou, mieux, la flexion latérale droite du corps (Bütschli), explique déjà difficilement comment des organes qui se trouvaient primitivement au-dessous du tube digestif se trouvent ensuite au-dessus, et elle nous permet encore moins de comprendre le phénomène important qui s'est produit dans la région antérieure du corps.

La théorie qui se rapproche le plus de la réalité des faits est celle de Pelseneer. L'auteur fait intervenir deux torsions : l'une ventrale, dans un plan antéro-postérieur, et l'autre « latérale dans un plan perpendiculaire à celui de la première ». La « torsion ventrale » est une flexion ventrale du corps, puisqu'elle n'entraîne la torsion d'aucun organe ; quant à la seconde, je ne pense pas qu'elle mérite davantage le nom de torsion, mais mieux celui de rotation du complexe anal dans un plan vertical transversal. En résumé, si j'ai bien compris le passage de Pelseneer, la torsion latérale a pour point de départ la région du complexe anal, et la rotation de ce dernier a entraîné des modifications dans la disposition des organes. Du reste, le passage suivant me paraît l'indiquer suffisamment. « Différentes particularités bien connues de l'organisation des Gastéropodes sont la conséquence de cette torsion :

« *a*. Transport de l'anus en avant et au dos ;

« *b*. Déplacement (chassé-croisé) des organes circumanaux ;

« *c*. Torsion de la commissure viscérale ;

« *d*. Enroulement endogastrique du sac viscéral avec la coquille qui le renferme. »

Il est bien probable que si l'auteur avait observé la torsion des organes de la région antérieure, il aurait ajouté aux conséquences ci-dessus : la torsion de l'œsophage, des glandes salivaires, de l'aorte et des parois de la cavité antérieure du corps.

J'admets, comme Pelseneer, que le corps du Mollusque primitif a été le siège de deux mouvements bien distincts, avant

d'atteindre le stade Prosobranche, mais avec une interprétation différente de la torsion latérale.

Le type Prosobranche aurait été réalisé :

1° Par une flexion ventrale d'arrière en avant ayant pour conséquence de faire prendre au corps et au tube digestif la forme d'un U dont les deux branches seraient dans un même plan vertical (stade Céphalopode) ;

2° Par une *torsion de la branche supérieure* de l'U, c'est-à-dire de la région qui correspond actuellement à la cavité antérieure du corps. La cause de cette torsion ne devant être cherchée que dans l'effort que fait l'animal pour dégager son anus et ses branchies de la position défavorable dans laquelle les a placés le développement de la région postérieure du pied, elle ne saurait être attribuée à un accident fortuit, mais, comme le fait remarquer M. Perrier (1), au besoin de respirer, besoin qui a fait naître l'effort, et par suite fait intervenir la volonté de l'animal. La région antérieure du corps étant innervée par des nerfs volontaires, les premières manifestations de la volonté, et par suite de la torsion, ont dû porter sur elle.

Voyons si l'arrangement des organes concorde avec cette manière de voir.

Le ganglion sus-intestinal innerve non seulement la branchie, mais la région gauche du corps qui est située dans son voisinage, tandis que le ganglion sous-intestinal innerve le côté droit. Dans la forme ancestrale, le sus-intestinal étant placé à droite, et le sous-intestinal à gauche, on doit admettre, d'après le principe des connexions, que les parois du corps situées dans le voisinage du ganglion sus-intestinal appartiennent au côté droit de la forme ancestrale et réci-

(1) Ed. Perrier, *Traité de zoologie*, 1897, p. 2072. « Tout se passe comme si l'animal, stimulé par le besoin de respirer, contractait dissymétriquement ses muscles, en prenant sa sole pédieuse et sa région céphalique comme points d'appui, pour amener l'ouverture de sa chambre brachiale à la position la plus favorable. On remarquera avec quelle netteté la doctrine de Lamarck explique les phénomènes de torsion si singuliers au premier abord et la dissymétrie si accusée que présentent les Gastéropodes. »

proquement, et que, par suite, la torsion a non seulement intéressé la chaîne viscérale, mais encore les parois du corps.

En consultant les planches de la thèse de Bouvier, je remarque que dans les genres suivants : *Melania*, *Cerithium*, *Natica*, *Xenophore*, *Triton*, *Strombe*, *Volute*, *Cancellaire*, *Struthiolaire*, *Cône* et *Terebra*, le ganglion sus-intestinal est situé plus en arrière que le ganglion sous-intestinal. Si le cas n'est pas d'une constance absolue dans le groupe des Prosobranches, on peut cependant conclure, de sa présence dans des genres appartenant à des groupes si différents, qu'il est d'une grande généralité, et qu'il constitue un fait important que la théorie doit pouvoir expliquer.

Si, d'après Bütschli, l'allongement du côté gauche du corps est la cause de la torsion, le ganglion gauche de la forme ancestrale a dû, dès le début, être entraîné plus loin en arrière que celui du côté droit, et cette différence de niveau devrait encore se rencontrer après la torsion définitive, c'est-à-dire après le chassé-croisé des ganglions viscéraux. C'est précisément le contraire qu'on observe.

L'embryologie nous apprend que ces phénomènes de torsion se produisent de bonne heure, bien avant que l'animal ait achevé sa croissance, ce qui nous permet de dire qu'à mesure que le ganglion droit passe à gauche, il arrive dans une région de plus en plus convexe, où la croissance est plus active que dans la région concave où se trouve ramené le ganglion sous-intestinal. Le rejet en arrière du ganglion sus-intestinal est donc la conséquence d'une croissance plus active du côté droit du corps déjà ramené à gauche par la torsion.

Il nous est facile maintenant de comprendre l'erreur de Bütschli. Les deux phases du phénomène (flexion ventrale et torsion latérale) empiètent l'une sur l'autre — phénomènes d'accélération embryogénique ; — l'auteur est parti d'un terme moyen, correspondant à un stade avancé du développement, où les parois du corps qui comprennent le

ganglion primitivement droit occupent déjà le côté définitivement gauche. En résumé, l'accélération de croissance du côté gauche du corps est la conséquence de la torsion au lieu d'en être la cause, et le côté gauche du Prosobranche représente le côté droit de la forme ancestrale et réciproquement, mais seulement à partir d'une région assez éloignée de la tête, car la torsion, telle que nous l'avons définie au début de ce chapitre, n'a pas intéressé complètement la branche supérieure de l'U. En effet, l'extrémité de celle-ci, représentée par la tête de l'animal, restait fixée au pied et ne prenait pas part à la torsion. Si, partant des ganglions viscéraux, on se rapproche de la tête, les effets de la torsion seront de moins en moins apparents, et telle région du côté primitivement droit occupera la face supérieure du corps.

Dans la tête, où les effets de la torsion ne se sont pas fait sentir, nous retrouvons la symétrie parfaite des organes : symétrie des tentacules, des yeux, du bulbe et des colliers nerveux, c'est-à-dire symétrie du contenant et du contenu.

Chez les Gastéropodes, où la position du bulbe n'a pas été modifiée par les allongements postérieurs à la torsion (Diotocardes et Monotocardes à mufle contractile et non rétractile), les colliers nerveux entourent la région antérieure du bulbe, et comme la torsion ne commence à se manifester qu'en arrière de celui-ci, l'étendue de la région de symétrie est en rapport avec la longueur du bulbe. Les parois latérales de la tête, situées en arrière des colliers nerveux, sont innervées par des nerfs symétriques issus des ganglions palléaux correspondants. L'un des nerfs issus du ganglion palléal droit s'anastomose avec un nerf issu du ganglion sous-intestinal. Cette anastomose se raccourcit de plus en plus et le nerf issu du ganglion palléal finit par traverser le ganglion sous-intestinal. Bouvier (1) a montré que cette zygoneurie droite s'établit par degrés insensibles. Des faits identiques peuvent se produire du côté gauche, mais très rarement, et l'auteur

(1) Bouvier, *loc. cit.* Thèse, p. 369.

attribue leur rareté à « l'indépendance des nerfs palléaux du côté gauche, en ce sens que les postérieurs sont destinés presque exclusivement à la branchie, tandis que le nerf antérieur se localise presque tout entier dans le manteau ». Si l'on remarque que dans la généralité des cas, où la zygoneurie droite existe seule, le ganglion sous-intestinal est placé en avant du ganglion sus-intestinal, assez près du ganglion palléal droit, et que parmi les quelques genres chez lesquels la zygoneurie gauche se rencontre, les Lamellaires et les Cyprées présentent un ganglion sus-intestinal situé en avant du sous-intestinal, on peut attribuer « l'indépendance des nerfs palléaux », et par suite cette rareté de la zygoneurie gauche, à la différence de niveau des deux ganglions. Le sus-intestinal étant rejeté en arrière, le champ d'innervation du nerf palléal gauche se trouvait augmenté d'autant et les hasards d'une anastomose devenaient par suite plus rares.

Dans les formes pourvues d'une trompe normale, cet organe s'étant formé par un allongement terminal situé en avant des colliers nerveux, les positions relatives de ceux-ci et des parties du corps qui leur sont postérieures n'ont pas été modifiées par l'apparition de l'appareil proboscidien.

La trompe étant de formation récente, postérieure à la torsion, et la croissance qui lui a donné naissance n'ayant en général intéressé que la région située en avant de la partie tordue, on s'explique que l'appareil proboscidien tout entier, contenant et contenu, ne présente pas trace de torsion.

Les parois de la région antérieure du corps, les ganglions sus et sous-intestinaux, les connectifs de la chiasoneurie et les nerfs palléaux peuvent être considérés comme faisant partie d'un tout : le contenant, et il n'y a pas lieu d'être surpris de voir les ganglions viscéraux suivre le mouvement des parois de la cavité antérieure, puisque, d'après Erlanger (1), tous les ganglions se forment séparément aux dépens de l'ectoderme.

(1) Erlanger, *Zur Entwicklung von Paludina vivipara* (*Morphol. Jahrb.*, t. XVII, 1891).

Le contenu est représenté par la partie antérieure de l'œsophage, les glandes salivaires et l'aorte antérieure. En avant, contenant et contenu présentent une région fixe ; en arrière, ils sont réunis par les ramifications artérielles qui se rendent aux parois du corps, à l'œsophage, aux glandes salivaires, et une épaisse couche de tissu conjonctif comble les vides qui peuvent exister entre ces différentes parties. Des relations étroites qui existent entre les parois du corps et les organes qu'elles contiennent, nous pouvons prévoir la simultanéité des phénomènes de torsion dans toutes ces parties.

Les glandes salivaires, en effet, chaque fois que leur masse tout entière n'est pas située en avant des colliers nerveux, présentent leur région postérieure plus ou moins tordue. Dans les genres où ces glandes s'étendent fort loin en arrière, chacune d'elles présente un véritable enroulement autour de l'œsophage (fig. 64, Pl. VIII).

Chez les Diotocardes à longues poches œsophagiennes, celles-ci ne sont jamais symétriques. La poche droite, dont l'extrémité postérieure est ramenée à gauche, s'étend toujours plus loin en arrière que l'autre. Cette particularité est à rapprocher de la différence de niveau qui existe entre les ganglions viscéraux et doit être attribuée à la même cause.

Chez les Prosobranches pourvus d'un jabot ou d'une glande extrinsèque, nous avons montré que, dans tous les cas, cette glande, qui appartient à la face topographiquement supérieure, appartient à la face morphologiquement inférieure de l'œsophage.

Dans tous les groupes de Prosobranches, nous avons vu aussi que l'artère antérieure, considérée d'avant en arrière, passe de la face inférieure de l'œsophage à la face supérieure gauche en contournant le côté droit du tube œsophagien. En résumé, toutes les parties du contenu ont subi la torsion à gauche.

Les organes de la région postérieure du corps n'ont pas été tordus — dans le sens que nous attachons au mot tor-

sion. — La flexion ventrale les a d'abord amenés à occuper un plan inférieur, et la torsion antérieure leur a fait exécuter un mouvement de rotation d'environ 180° vers la gauche, de manière à les ramener dans un plan supérieur à celui de la portion antérieure du corps. Ce mouvement de rotation est la conséquence de la torsion au lieu d'en être la cause.

La flexion ventrale n'a modifié en rien la symétrie des organes pairs, mais dès que la torsion s'est manifestée dans la branche supérieure du corps, la coquille en forme de cône ou d'écuelle — forme qu'elle présente chez les Gastéropodes anciens et au début de son développement chez les Prosobranches récents — a été rejetée à gauche et l'action de son poids est venue en aide à la torsion pour faire exécuter à la branche inférieure du corps le mouvement de rotation de droite à gauche. La chute de la coquille nous apparaît encore comme la conséquence de la torsion au lieu d'en être la cause (hypothèse de Lang). C'est pendant ce mouvement que les organes gauches du complexe anal, comprimés entre la coquille et les parties environnantes, se sont atrophiés, tandis que ceux du côté droit passaient peu à peu à la face supérieure.

Si la région postérieure du corps avait suivi exactement l'impulsion qu'elle recevait de la région antérieure, la torsion de 180° aurait ramené le rectum dans un plan médian, au-dessus de l'œsophage; mais à mesure que le complexe anal se déplaçait vers la droite, sa masse offrait une résistance à la torsion, résistance qui devait présenter son maximum lorsque l'U approchait de l'horizontalité et qui ne devait pas être contre-balancée par la coquille, dont le poids était plus faible. Pour nous rendre compte des conséquences de cette résistance des organes postérieurs sur les organes qu'il nous reste à passer en revue, je signale une expérience qu'il est facile de répéter.

Nous prenons une jeune tige de bois flexible, nous la plions de manière à lui faire prendre la forme d'un U et nous maintenons cette forme à l'aide d'un fil qui réunit les deux extré-

mités. Après avoir orienté la tige dans un plan vertical, nous fixons l'extrémité B de la branche supérieure. Saisissant ensuite la tige avec des tenailles, en un point de cette branche supérieure, nous faisons exécuter aux tenailles un mouvement de rotation de 180° , en sens inverse du mouvement des aiguilles d'une montre ; nous tordons ainsi la branche CB de 180° et nous remarquons que la branche inférieure CA exécute un mouvement de rotation de 180° , et vient se placer dans le même plan vertical, mais au-dessus de CB. Répétons l'expérience en plaçant un poids convenable en un point P de la branche CA : nous constaterons qu'après avoir tourné les tenailles de 180° ,



Fig. 63. — Schéma du tube digestif d'un Prosobranché.

la branche CA n'est pas revenue dans le plan vertical. Elle a pris une direction irrégulièrement oblique d'arrière en avant, de bas en haut et de gauche à droite, la région voisine du point P s'étant rapprochée de CB. Cette disposition BCPA est précisément celle que présente le tube digestif de la majorité des Prosobranchés (fig. 63, *t*).

Le point C marque la limite extrême de la torsion ; il correspond à la partie postérieure des poches œsophagiennes ou de leurs homologues, et comme l'examen de ces organes nous a montré que leur torsion a été de 180° , nous en concluons que tout point situé en avant de C a subi une torsion de moins de 180° , que ce point appartienne au contenant ou au contenu.

Les ganglions sus et sous-intestinaux étant situés bien en avant de la portion terminale des poches œsophagiennes, nous en concluons que, contrairement à l'opinion admise, ces ganglions n'ont pas effectué un chassé-croisé de 180° , et nous tirons de ce fait une conclusion importante au point de vue de la forme ancestrale hypothétique des Mollusques.

Pour Spengel, Lang, Bütschli, etc., tous les Mollusques

Gastéropodes dérivent d'une forme ancestrale voisine des Chilons, mais qui aurait une commissure orthoneure *sous-intestinale*.

Admettons cette hypothèse pour un moment, et supposons qu'une torsion de 180° ait intéressé les ganglions sous-œsophagiens de la forme ancestrale. Le droit (*gd*, fig. 64, *t*) serait venu se placer en G, Su et le gauche en G, So. Ces positions sont loin de correspondre à celles qu'occupent réellement les ganglions de la chaîne viscérale. En effet, chez les formes primitives à longue chaîne viscérale, chez

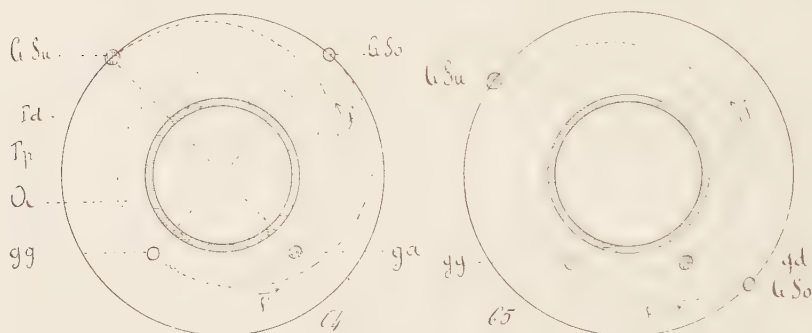


Fig. 64, t5. — Fig. 64. Schéma. Section transversale passant par les ganglions viscéraux. — Pp, paroi primitive avec les ganglions *gd*, *gg*; Pd, paroi définitive; G Su, G So, positions que devraient occuper les ganglions viscéraux si la torsion à leur niveau avait été de 180° ; Oe, œsophage. — Fig. 65. Indique la position réelle des ganglions viscéraux après la torsion.

lesquelles la concentration des centres ne s'est pas encore produite, le ganglion sus-intestinal se rencontre toujours au point où le manteau se rattache aux parois du corps, c'est-à-dire beaucoup plus à gauche du tube digestif que ne l'indique la figure schématique (64, *t*). Quant au ganglion sous-intestinal, on le rencontre souvent au-dessous de l'œsophage (*Melaniidés*, *Cérithidés*, *Struthiolaria*, *Turritella*, *Nerita*, *Cancellaria*, *Voluta*) ou à droite, mais à une faible distance de l'œsophage, le plus souvent sur le plancher de la cavité antérieure, mais jamais au niveau de la face dorsale de l'œsophage. En prenant une position moyenne pour ces

deux ganglions (G, Su , G, So), nous pouvons représenter leurs relations avec le tube digestif par la figure 65, *t*.

Si l'on s'astreint à considérer les ganglions de la forme ancestrale comme occupant une position ventrale, on se trouve en présence de cette alternative pour expliquer leur position chez les Prosobranches :

1 Le ganglion droit (gd) a exécuté un mouvement de torsion de plus de 180° et le gauche un mouvement de moins de 180° , ce qui est contraire aux phénomènes de torsion : des points situés sur des génératrices différentes, mais appartenant à un même niveau, doivent tourner d'un même angle.

2° Dans la forme ancestrale, les ganglions n'occupaient pas le même niveau ; le gauche, placé plus avant, a tourné d'un angle plus petit que le droit. Mais dans ce cas la forme ancestrale ne serait plus un animal symétrique. Du reste, nous avons dit plus haut que la position postérieure du ganglion sus-intestinal n'est pas primitive, mais qu'elle est une conséquence de la torsion.

En résumé, les ganglions de la forme ancestrale devaient se trouver dans un même plan vertical transverse, et les angles dont ils ont dû tourner doivent être égaux. Ceci admis, si nous partons de la situation actuelle des ganglions (G, So et G, Su , fig. 66, *t*), il nous est facile de déterminer leur situation primitive. Le problème est ramené à déterminer sur les deux arcs de spire (1) indiqués par les flèches f et f' deux longueurs égales, mais telles que leurs extrémités gd et gg soient symétriques par rapport au plan vertical xy qui passe par l'axe du corps. Les points gd et gg ainsi déterminés correspondent exactement à la position des cordons palléaux des Chitons, et nous pouvons déjà homologuer la partie antérieure des cordons palléaux des Amphineures à la région antérieure de la chaîne viscérale des Prosobranches.

(1) Le corps grossissant pendant que la torsion se produit, les trajectoires des ganglions gd , gg , appartiennent à des lignes spirales et non à des cercles.

Mais une objection sérieuse se présente pour les régions postérieures : chez les Chitons, les cordons palléaux sont réunis par une commissure qui passe au-dessus du tube digestif, tandis que chez les Prosobranches les ganglions sus et sous-intestinaux sont réunis par une commissure qui passe au-dessous.

Bütschli considère la commissure viscérale des Chitons comme constituée par des nerfs palléaux ganglionnaires, qui se réuniraient en arrière comme ceux de l'Haliotide et

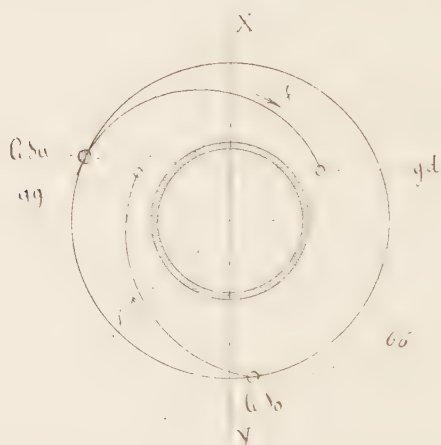


Fig. 66. — Schéma montrant comment, en partant de la position *GSu*, *GSo*, des ganglions viscéraux de la forme actuelle, on peut en déduire la position *gd*, *gg*, de ces mêmes ganglions dans la forme ancestrale.

qui émettraient en outre des nerfs viscéraux. Pour obtenir la forme ancestrale nécessaire à son explication de l'asymétrie des Mollusques, il admet que certains nerfs viscéraux ont dû se réunir au-dessous du tube digestif et constituer ainsi une commissure viscérale proprement dite, analogue à celle des autres Mollusques. Cette hypothèse, que j'admets, explique difficilement les faits d'après la théorie de l'auteur sur la torsion ; car si le complexe anal occupait toujours un plan supérieur au tube digestif, on ne comprendrait pas bien comment la commissure dorsale pourrait disparaître pour

faire place à une commissure ventrale. Mais si nous admettons les deux phases successives de flexion et de torsion, nous voyons qu'après le premier de ces mouvements, les organes du complexe, qui, primitivement, étaient au-dessus du tube digestif, se trouvent ensuite au-dessous, et alors l'atrophie de la commissure supérieure et la naissance d'une commissure inférieure paraissent plus vraisemblables.

Nous admettons que ce ganglion viscéral postérieur s'est formé pendant ou après la flexion ventrale, mais avant la torsion antérieure, car chez le Prosobranch nous le trouvons au-dessus du tube digestif ou un peu à droite, dans le voisinage du rein ou du péricarde, et les portions de la commissure viscérale comprises entre ce ganglion et ceux qui le précèdent nous indiquent que toute cette région a pris part à la torsion.

A peu près dans le même plan transversal qui passe par le ganglion viscéral postérieur se trouvent la partie terminale de la région tordue du tube digestif, le fond de la cavité respiratoire, la partie postérieure de la branchie et le cœur.

Ce plan marquant en arrière la limite extrême de la torsion, les organes qui s'y trouvent ont dû exécuter un mouvement de rotation d'environ 180° pour se rendre dans leur position définitive. En faisant exécuter à chacun d'eux un mouvement de rotation de sens inverse, nous déterminons la position qu'ils présentaient avant la torsion.

Le fond de la cavité palléale et la partie postérieure de la branchie sont nettement situés au-dessus de l'œsophage, à gauche de la ligne médiane et du rectum. Un mouvement inverse les ramène au-dessous de l'œsophage et à droite du rectum, ce qui nous indique bien, comme on le sait déjà par l'innervation, que la branchie des Monobranches correspond à la branchie droite de la forme ancestrale.

Le fond de la cavité respiratoire étant situé à gauche de la ligne médiane et l'ouverture étant sensiblement symétrique par rapport au plan médian, nous voyons que l'axe

de la cavité respiratoire est oblique d'arrière en avant et de gauche à droite, comme le rectum. C'est également l'orientation que présente l'axe de la branchie.

Le cœur est également situé au-dessus de l'œsophage et à gauche de la ligne médiane, et par suite il correspond au cœur droit de la forme hypothétique.

Dans tous les Prosobranches que j'ai étudiés, l'aorte antérieure présente une relation constante avec le tube digestif. Partie du ventricule, elle longe plus ou moins le côté gauche de l'œsophage, puis, au niveau postérieur des poches œsophagiennes, elle passe transversalement sur le canal digestif, gagne le côté droit et, après un court trajet d'arrière en avant, elle vient se placer sous l'œsophage pour traverser avec lui les colliers nerveux. Dans aucun cas elle ne passe au-dessus du rectum, mais reste toujours située à gauche de ce dernier. La forme ancestrale, pourvue de deux cœurs, devait aussi avoir deux aortes, une droite et une gauche. On peut alors se demander à laquelle de ces deux artères correspond l'aorte unique des Prosobranches.

Après la flexion ventrale, qui n'a rien changé à la symétrie, les cœurs devaient occuper la face ventrale, en arrière et au-dessous du rectum; les deux vaisseaux artériels devaient passer, l'un à droite, l'autre à gauche de ce dernier, pour venir se placer au-dessous de l'œsophage. Si l'on admet cette disposition primitive, on voit facilement que la rotation de 180° a dû amener l'artère droite dans la position de l'aorte antérieure unique des Prosobranches. Celle du côté gauche devrait, non seulement passer au-dessus de l'œsophage, mais encore au-dessus du rectum.

Cette hypothèse sur l'origine de l'aorte des Prosobranches n'est pas sans soulever quelques objections. En effet, comment expliquer sa situation ventrale, par rapport à l'œsophage, au niveau des colliers nerveux, et sa division en deux parties symétriques, en avant de ces colliers ?

En étudiant l'aorte antérieure des Nériles, que Bergh et Haller ont prise pour une glande impaire, j'ai eu l'occasion

d'observer un fait qui n'a pas encore été signalé dans le groupe des Mollusques : le passage du rectum à travers l'aorte antérieure (fig. 53, Pl. VI). La boucle artérielle est située à quelques millimètres du ventricule et ses deux branches sont très inégales : celle de droite est de beaucoup supérieure à l'autre, mais cette dernière peut encore livrer passage au sang, comme on peut le constater par les injections. Cette observation nous permet de répondre aux objections posées plus haut et en même temps de modifier l'hypothèse de l'origine de l'aorte antérieure.

Après la flexion, les deux aortes ont dû se rapprocher de la ligne médiane, au-dessous de l'œsophage, et se fusionner en une seule, d'avant en arrière, à partir des colliers nerveux. Dans les formes comme *Néríte*, chez lesquelles le cœur devait se trouver rejeté un peu plus en arrière, le rectum s'est trouvé saisi entre les deux aortes, tandis que chez les autres *Diotocardes*, où le cœur occupait une position un peu plus antérieure, le contact s'est produit au niveau des ventricules. Cette relation qui existe entre le rectum et les ventricules est liée, chez les *Diotocardes*, à la persistance de l'oreillette et de la branchie gauches. On peut donc admettre qu'à mesure que cette branchie s'atrophiait, l'oreillette, le ventricule et ce qui pouvait rester de l'artère gauche à l'état libre recevaient des quantités de sang de moins en moins grandes, devenaient de plus en plus inutiles et, par suite, se résorbaient. L'aorte antérieure des *Prosobranches* *Mono-branches* nous apparaît donc maintenant comme susceptible, au point de vue de son origine, d'être divisée en deux parties : une première, postérieure, se rattachant au ventricule et représentant l'aorte droite seule, celle de gauche s'étant résorbée à ce niveau ; une deuxième, antérieure à la première et formée par les deux aortes fusionnées en une seule jusqu'au niveau des colliers nerveux, et libres au delà.

La disparition de l'aorte gauche en arrière, sa fusion avec celle de droite dans sa région moyenne et son indépendance en avant, constituent des faits de même ordre que ceux

qu'on observe dans la transformation des crosses aortiques des Mammifères.

L'existence d'une aorte unique ventrale, constituée pendant la torsion de la région antérieure du corps, me fait revenir sur l'hypothèse émise au sujet de la chaîne viscérale. Si celle-ci était primitivement ventrale, comme on l'admet, sa branche droite et l'aorte pourraient être considérées comme deux génératrices rectilignes très rapprochées l'une de l'autre. Pendant la torsion, elles devraient toujours présenter le même écartement et, par suite, passer sur l'œsophage, très rapprochées l'une de l'autre. Ce n'est pas ce qui se présente : le nerf de la chiasstoneurie passe toujours sur l'œsophage assez loin en avant de l'artère, ce qui ne peut s'expliquer que par une position latéro-dorsale de la chaîne viscérale primitive.

VII. — REMARQUES SUR LA DÉTORSION.

Pour Spengel, les Opisthobranches dériveraient de la même forme ancestrale que les Prosobranches, mais par torsion dorsale seulement et disparition des organes situés à gauche. Il n'y aurait pas eu de rotation de 180° des organes circumanaux.

Bütschli admet également une origine commune aux Prosobranches et aux Opisthobranches ; mais dans la torsion qu'ils ont subie les uns et les autres, les Opisthobranches se distingueraient des Prosobranches par un moindre déplacement de la branchie, qui se serait arrêtée sur le côté droit, le système nerveux restant euthyneure.

Bouvier (1) accepte d'abord l'hypothèse de Bütschli, mais, l'année suivante, son étude approfondie de l'*Actæon* (2) le

(1) P. Fischer et E.-L. Bouvier, *Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves* (Extrait du *Journ. de Conchy*, t. XXXII, 1892).

(2) Bouvier, *Observations sur les Gastéropodes Opisthobranches de la famille des Actæonidés* (Extrait du *Bulletin de la Soc. philom. de Paris*, 8^e série, t. V, n° 1, p. 8).

conduit à des résultats tout différents. Après avoir montré que ce Mollusque présente des caractères mixtes entre les deux groupes, il dit : « L'*Actæon* nous montre que les Euthyneures ont été d'abord Streptoneures comme les Prosobranches et que l'euthyneurie qui les caractérise est le résultat d'un déplacement secondaire de gauche à droite. Étant Prosobranches, les ancêtres des Euthyneures ont été caractérisés par un déplacement de 180° de l'appareil branchio-anal ; chez leurs descendants, un mouvement s'est produit en sens inverse, ramenant la branchie et l'anus à droite et détruisant en même temps la torsion en 8 de chiffre du système nerveux. » L'auteur remarque en outre que ce déplacement rétrograde a été lié à une réduction progressive de la coquille chez les Opistobranches, et il termine en disant « qu'il ne voit pas encore quelle est la raison du déplacement rétrograde de l'appareil branchio-anal chez les Euthyneures, mais qu'il est fort possible qu'il ait été occasionné par l'hermaphroditisme de l'animal ».

L'opinion de Bouvier est admise par le plus grand nombre des malacologistes, mais il n'est pas à ma connaissance qu'une tentative ait été faite pour expliquer la cause de cette détorsion. C'est le but que je me propose dans ce qui suit.

Chez les Opistobranches à système nerveux incomplètement détordu, à anus et branchie situés latéralement à droite, il reste encore des organes qui ont conservé la place qu'ils ont acquise par la torsion. Le gésier, les glandes salivaires, l'aorte sont encore aussi nettement tordus chez *Bulla*, *Scaphander* et *Aplysia* (fig. 79 à 83) que chez les Prosobranches typiques. Cette division des organes en deux groupes me servira de point de départ pour expliquer les causes probables de la détorsion.

Quelle que soit la théorie admise pour la torsion, on comprendra difficilement qu'ayant réussi, après une longue évolution, à placer ses organes dans d'excellentes conditions pour l'accomplissement de leurs fonctions, l'animal se soit repris brusquement à les ramener dans les conditions primi-

tivement défavorables. La cause nous apparaît donc comme accidentelle, en tous cas indépendante de la volonté de l'animal.

Du reste, la position des organes détordus des Tectibranches ne nous permet pas de les considérer, avec Pelseneer (1), comme les conséquences « d'un mouvement de sens contraire à la torsion ».

En effet, dans *Bulla*, *Scaphander*, *Aplysia*, le ganglion sous-intestinal occupe toujours, à droite de l'œsophage, la position normale qu'il présente chez les Prosobranches, le ganglion sus-intestinal seul s'est déplacé pour venir occuper le côté droit, ce qui nous permet de dire aussi que, seule, la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie est détordue (fig. 79-83).

Admettons, pour un moment, la théorie de Bütschli sur la torsion : la branchie, après s'être déplacée d'arrière en avant, exécute un mouvement de sens inverse. Dans tous les cas, cet organe est innervé par les nerfs issus du ganglion sus-intestinal : si la cause que nous cherchons n'avait pas entraîné des perturbations profondes dans l'arrangement des autres organes, si la branchie s'était simplement portée de l'avant à l'arrière, le ganglion sus-intestinal devrait se trouver plus en arrière chez les Tectibranches que chez les Prosobranches. C'est tout le contraire qu'on observe : ce ganglion ne conserve même pas le niveau qu'il présente chez les Prosobranches. *Il s'est déplacé en avant* (fig. 79-83).

Si l'on admet la torsion de la première moitié du corps, et la rotation de l'autre moitié autour de l'axe de la première, il est impossible d'expliquer, par l'effet d'une détorsion en sens inverse, d'abord pourquoi le ganglion sous-intestinal est resté à droite tandis que le sus-intestinal passait de gauche à droite, et ensuite pourquoi les autres organes de cette région antérieure ne sont pas détordus. La cause nous apparaît donc comme indépendante de la torsion primitive,

(1) Pelseneer, *loc. cit.*, p. 132.

quelle qu'elle soit, et dans la suite nous remplacerons le mot détorsion par celui de déplacement qui ne préjuge rien sur la cause qui l'a produit.

Si, au lieu de nous en tenir aux quelques organes cités plus haut, nous envisageons la masse entière de ceux-ci, nous remarquons que tous — à l'exception de la plupart de ceux de la cavité antérieure — occupent des positions relatives différentes de celles qu'ils présentent chez les Prosobranches, et que les dérangements et les atrophies sont d'autant plus considérables que la coquille est plus réduite.

Dans un Prosobranch, on peut diviser la coquille en deux parties qui contiennent chacune des organes assez distincts :

1° La base ou dernier tour, qui protège des organes contenus dans deux plans superposés, l'un supérieur, contenant le cœur, la branchie et le rectum ; l'autre inférieur, dans lequel sont compris l'œsophage, les glandes salivaires, l'aorte antérieure et la chaîne viscérale ; ces deux étages d'organes étant séparés par le dos de l'animal qui sert en même temps de plancher à la cavité respiratoire ;,

2° Le sommet de la coquille, comprenant tous les autres tours qui servent à protéger l'estomac, le foie et la partie principale de l'appareil génital.

Chez les Tectibranches, le sommet s'atrophie de plus en plus, tandis que le dernier tour s'étale de manière à prendre la forme d'une écuelle renversée presque plate. Cette régression s'observe très bien dans la série des animaux suivants : *Actæon*, *Bulle*, *Scaphander*, *Aplysie*, *Umbrelle*.

Mais l'atrophie du sommet de la coquille n'a pas entraîné l'atrophie des organes qu'il contenait, et ceux-ci, n'étant plus maintenant écartés par les différents tours de spire de la coquille, se sont tassés les uns sur les autres et ont exercé une poussée, d'arrière en avant, sur les organes du premier plan, c'est-à-dire sur la cavité palléale et son contenu : cœur, branchie, rectum. Les organes du tortillon se sont introduits ainsi peu à peu sous le dernier tour de la coquille,

refoulant devant eux les organes qui s'y trouvaient primitivement. En effet :

Le cœur, qui, chez les Prosobranches, occupe la région tout à fait postérieure du dernier tour de la coquille, présente encore à peu près cette position chez *Actæon*. Chez *Bulla* (fig. 84) et *Scaphander*, il est placé au tiers postérieur; dans *Aplysie* on le rencontre au tiers antérieur (fig. 83), et chez *Umbrelle* il est placé en avant de la coquille.

Ce déplacement du cœur ne s'est pas produit, d'arrière en avant, selon une ligne parallèle à l'axe de la région antérieure du corps, mais selon une ligne oblique de gauche à droite. En effet, chez les Prosobranches et l'*Actæon*, le cœur est nettement placé à gauche; chez *Bulla*, l'oreillette atteint déjà la ligne médiane dorsale; dans l'*Aplysie* et l'*Umbrelle*, elle est tout entière à droite, et chez le Pleurobranche le ventricule est passé lui-même de ce côté.

Ces déplacements simultanés d'arrière en avant et de gauche à droite s'expliquent assez bien, si on réfléchit que l'axe de la cavité respiratoire est également oblique dans les mêmes directions.

Le grand axe auriculo-ventriculaire du cœur a éprouvé en outre un mouvement de rotation, dans le sens des aiguilles d'une montre, et qui a eu pour résultat d'amener le ventricule en avant. En effet, chez les Prosobranches, le ventricule est en arrière de l'oreillette; chez *Bulla*, *Scaphander*, l'axe est transversal avec ventricule à gauche; dans l'*Aplysie*, il est un peu oblique, mais de droite à gauche, avec le ventricule déjà en avant, et chez le Pleurobranche, le cœur tout entier à droite termine cette rotation de 180°.

On ne saurait expliquer ce mouvement de rotation du cœur par l'effet seul de la poussée des organes du tortillon, mais comme une conséquence du déplacement de la branchie, qui est lui-même une conséquence de la déformation de la cavité respiratoire.

La cause de la déformation de la cavité respiratoire doit être cherchée dans la marche en avant des organes du tor-

tillon et dans l'aplatissement du dernier tour de la coquille, dont l'ouverture de plus en plus grande tend à occuper toute sa longueur.

Dans les Prosobranches et l'*Actæon*, le fond de la cavité respiratoire étant placé à gauche de la ligne médiane du corps, c'est d'abord cette partie qui est envahie par les organes du tortillon, et, l'invasion étant progressive d'arrière en avant, le côté gauche de la cavité respiratoire tend de plus en plus à disparaître.

Cette marche des organes du tortillon et ses conséquences s'observent très bien dans le *Scaphander* (fig. 84, Pl. X). Chez ce Tectibranche, le plafond de la cavité respiratoire est représenté par une bandelette B et par un organe spiral *Sp*. La bandelette, plus large en arrière qu'en avant, est fixée au dos de l'animal selon une ligne *ba*, qui représente le fond de la cavité respiratoire. Au point (*b*), le bord antérieur du manteau passe, comme d'ordinaire, sous la face inférieure du corps, au-dessus du pied, et revient à droite dans le voisinage du point (*a*), mais le bourrelet qu'il forme ne se soude pas au point (*a*), il se détache du flanc droit et se continue en arrière jusqu'au point (*d*), qui appartient au bord libre de la bandelette; il en résulte ainsi, entre la face supérieure de cette bandelette et le bord inférieur du manteau, un orifice (*o*), qui conduit dans l'organe spiral. Celui-ci présente dans son intérieur deux bourrelets qui ne sont autre chose que les prolongements supérieur et inférieur du manteau. Cet organe représente donc bien une évagination de la cavité respiratoire, et témoigne une tendance de cette cavité à se développer à droite à mesure qu'elle s'atrophie en avant et à gauche.

Si l'on passe des Bulléens aux Aplysiens et aux Pleurobranchéens, l'invasion des organes du tortillon se manifeste de plus en plus, et la cavité respiratoire tend vers une fente longitudinale tout entière placée du côté droit et qui tend à son tour à disparaître d'avant en arrière.

La déformation et l'atrophie de la chambre respiratoire

ont nécessairement un retentissement sur la branchie. Chez les Bulléens, celle-ci est située à droite, au niveau du milieu du dernier tour de la coquille, et son axe est transversal. Chez les autres, elle est au niveau postérieur de la coquille, son axe est oblique et son extrémité libre est tournée vers l'arrière.

Il nous est facile maintenant d'expliquer le mouvement de rotation de l'axe auriculo-ventriculaire. La branchie étant rattachée à l'oreillette par les veines branchiales, nous voyons qu'à mesure que le ventricule est poussé en avant par les organes du tortillon, l'oreillette est tirée en arrière par les vaisseaux qui l'unissent à la branchie et de telle sorte que l'axe de celle-ci se confonde toujours sensiblement avec l'axe du cœur.

La déformation de la cavité respiratoire a entraîné, dans le même sens que la branchie, le déplacement des autres organes du complexe (fig. 84).

La branchie des Tectibranches ne me paraît pas représenter la branchie tout entière des Prosobranches, mais seulement une portion plus ou moins grande de son extrémité antérieure, car à mesure que la cavité respiratoire s'atrophie, la partie postérieure de l'organe doit subir le même sort. Ceci expliquerait la forme globuleuse de la branchie des Tectibranches, cet organe devant gagner en largeur ce qu'il perdait en longueur. Mais nous avons d'autres raisons de croire à cette atrophie de la région postérieure de l'organe respiratoire. En effet, chez les Prosobranches (fig. 69, Pl. IX), le ganglion sus-intestinal est situé au niveau de la région antérieure de la branchie, et le ganglion viscéral impair au niveau de la région postérieure, et on constate en général une certaine relation entre la longueur de la branchie et la longueur de la boucle nerveuse qui réunit le ganglion viscéral aux ganglions sus et sous-intestinaux. Chez *Bulla*, *Scaphander*, la boucle est très réduite (fig. 79) et la branchie est située tout entière au niveau du ganglion sus-intestinal (fig. 84). Chez l'Aplysie, la boucle n'existe plus.

mais la branchie se trouve toujours au niveau du ganglion sus-intestinal.

Le déplacement des organes précités n'a eu aucun retentissement sur le gésier et les glandes salivaires, qui ont conservé leur position primitive due à la torsion (fig. 79-83), et cette fixité va nous permettre d'expliquer les différences de relations que présentent le gésier des Tectibranches et le jabot des Prosobranches.

Chez les Prosobranches, le cœur est toujours placé à un niveau postérieur assez éloigné du jabot, et l'aorte antérieure, à sa sortie du ventricule, présente toujours, à gauche de l'œsophage, une partie rectiligne avant de passer de gauche à droite. Chez les Tectibranches, le cœur se rapproche de plus en plus du niveau postérieur du gésier et finit par le dépasser. Chez *Scaphander*, il est encore situé en arrière et l'aorte passe derrière le gésier (fig. 79), comme chez les Prosobranches, mais transversalement, et la partie rectiligne n'existe plus. Dans l'*Aplysie* (fig. 83), le cœur est nettement placé au-dessus du gésier et l'aorte, dirigée d'abord de gauche à droite, parallèlement au péricarde, gagne les parois droites du corps qu'elle n'abandonne qu'un peu en arrière des colliers nerveux, pour venir se placer sous l'œsophage. Chez le Pleurobranche, le cœur est placé plus en avant encore, et complètement à droite; aussi l'aorte antérieure ne croise plus le tube digestif. En résumé, le gésier étant resté fixe et l'aorte ayant subi la poussée d'arrière en avant et de gauche à droite, il est arrivé un moment où cette aorte s'est trouvée tout entière à droite du tube digestif.

On comprendra facilement maintenant les déformations éprouvées par la chaîne viscérale chez les Tectibranches.

Les organes innervés par les ganglions viscéral postérieur et sus-intestinal, s'étant portés en avant, le viscéral a suivi le même mouvement et s'est rapproché du sus-intestinal. La boucle nerveuse qui réunissait en arrière les trois ganglions s'est raccourcie de plus en plus; mais dans leur marche en avant et de gauche à droite, les organes ayant

dépassé le niveau du ganglion sus-intestinal, celui-ci à son tour s'est mis en mouvement et dans le même sens, ce qui explique sa position à droite du gésier et en avant du ganglion sous-intestinal.

On peut résumer en quelques mots les phases successives par lesquelles le Prosobranche s'est transformé en Opistobranche. Atrophie du sommet de la coquille, élargissement et aplatissement du dernier tour, tassement des organes du tortillon, leur tendance à envahir la base de la coquille et à refouler d'arrière en avant le cœur, la branchie, le rein. Déformation et atrophie de la cavité respiratoire, qui peu à peu a été remplie par les organes postérieurs. Le remplissage intéressant d'abord le fond et le côté gauche de la cavité palléale, la fente respiratoire s'est accrue vers la droite, où elle ne rencontrait pas d'obstacle, grâce à l'aplatissement de la coquille. L'anus, l'orifice génital et la partie antérieure non atrophiée de la branchie se sont déplacés d'avant en arrière, en longeant le côté droit, attirés, d'une part, par le déplacement de la cavité respiratoire et refoulés, d'autre part, par les organes qui tendaient à prendre leur place. Sous la double influence de la poussée des organes du tortillon et du déplacement de la branchie, l'axe auriculo-ventriculaire du cœur a exécuté simultanément un mouvement de translation d'arrière en avant vers la droite et un mouvement de rotation de 180° dans le sens des aiguilles d'une montre, ce dernier ayant pour conséquence la transformation du type Prosobranche en Opistobranche. Le ganglion sous-intestinal a conservé sa position primitive, mais, à mesure que les organes se rapprochaient de la région antérieure, la chaîne viscérale se raccourcissait et, à un certain moment, le ganglion sus-intestinal suivait le mouvement d'arrière en avant et de gauche à droite pour venir se placer dans le voisinage du sous-intestinal à droite de l'œsophage. Le cœur et le ganglion sus-intestinal ayant été ramenés à droite de l'œsophage, la branche sus-intestinale de la chiasstoneurie et l'aorte n'ont plus à passer sur le gésier pour se rendre dans la tête. Le

gésier, les glandes salivaires et le sous-intestinal sont les seuls organes tordus qui ont conservé leurs positions relatives — au moins chez les Tectibranches que j'ai étudiés.

Dans l'étude comparative des différents organes que j'ai examinés dans ce travail, il ne m'a pas été possible de comprendre ceux des Nudibranches, des Pulmonés et des Céphalopodes. C'est une lacune que j'espère pouvoir combler plus tard.

PLAN

	Pages
Cavité antérieure des Prosobranches.....	5
I. Divers modes d'allongement de la partie antérieure du corps.....	7
1. Allongement terminal.....	9
a. Origine des muscles rétracteurs de la trompe.....	9
b. Origine de la trompe pleurembolique, gaine de la trompe...	11
c. Gaine libre et gaine fixée.....	14
2. Allongement terminal et intercalaire postentaculaire.....	16
II. Mécanisme de l'invagination et de l'évagination de la trompe....	25
a. Évagination.....	25
b. Invagination.....	26
c. Quelques particularités dans le mécanisme de la trompe chez Pyrule, Cône, <i>Terebra</i>	29
III. Influence de l'allongement terminal sur la position, la forme et la structure des organes de la cavité antérieure.....	32
1. Modifications éprouvées par le bulbe dans sa structure.....	45
A. Cartilages et muscles qui les réunissent entre eux....	46
B. Muscles allant des cartilages à la membrane élastique des muscles tenseurs.....	73
a. Mollusques dépourvus de trompe.....	73
b. Mollusques à trompe.....	81
C. Muscle protracteur ou fléchisseur des cartilages.....	83
D. Parois du bulbe.....	85
a. Muscles longitudinaux de la face inférieure.....	86
b. Muscles longitudinaux des faces latérales.....	91
c. Fibres circulaires.....	93
E. Papille ou gaine radulaire, ses rapports avec l'aorte antérieure.....	98
F. Muscles rétracteurs du bulbe.....	111
a. Rétracteurs de la membrane élastique.....	112
b. Rétracteur du bulbe et de la papille.....	113
G. Innervation des muscles rétracteurs.....	120
H. Cellules ganglionnaires du bulbe.....	129
IV. Mécanisme de la radule.....	130
a. Pulmonés.....	131

	Pages
<i>b.</i> Prosobranches pourvus de deux mâchoires latérales.....	140
<i>c.</i> Prosobranches dépourvus de mâchoires latérales.....	142
Historique de la structure du bulbe et du mécanisme de la radule..	145
V. Poches buccales et poches œsophagiennes, leurs transformations dans la série des Prosobranches	177
<i>a.</i> Mollusques à muflle contractile et non rétractile.....	177
<i>b.</i> Monotocardes à muflle de Diotocardes.....	194
<i>c.</i> Monotocardes à muflle rétractile.....	201
<i>d.</i> Mollusques à trompe.....	203
<i>α.</i> Allongements terminal et intercalaire dorsal réunis....	206
<i>β.</i> Allongement terminal.....	209
<i>γ.</i> Allongements terminal et intercalaire postentaculaire réunis ou formes à trocart.....	246
<i>δ.</i> Gésier des Tectibranches.....	251
VI. Remarques sur la torsion.....	256
VII. Remarques sur la détorsion.....	274

EXPLICATION DES FIGURES

PLANCHE I.

Fig. 1. — Partie antérieure du corps de *Dolium olearium*; T', trocart; T, trompe; S, siphon; *t*, tentacule; Pe, pénis; Bm, bord du manteau; P, pied.

Fig. 2. — Trocart de *Dolium* ouvert selon une ligne longitudinale dorsale, les bords rabattus en T' laissent voir la trompe T; *ca*, cavité antérieure.

Fig. 3. — Tête de *Cassis saburon*. — T', trocart; T, trompe.

Fig. 4. — Tête de *Cassidaria thyrræna*. — T', trocart; T, trompe; *ga*, gaine de la trompe; *gln*, glandes salivaires normales; J, jabot; *ao*, aorte antérieure.

Fig. 5. — Appareil proboscidien de *Conus quercinus* ouvert. — T', trocart doublé intérieurement par la gaine *ga*; *pl*, repli de la gaine libre se formant pendant l'invagination de la trompe T; *mr*, muscles rétracteurs de la trompe; *fb*, fausse branchie.

Fig. 6. — Trompe évaginée de *Cypræa* contenant le bulbe B.

Fig. 7. — *Cypræa turdus*. — Cavité antérieure ouverte montrant : T, la trompe rétractée; B, le bulbe; *gra*, gaine radulaire; J, jabot; Co, cœur; *ao*, aorte antérieure; Gc, ganglion cérébroïde; Gp, ganglion pédieux; *mri*, muscles rétracteurs inférieurs; *mrs*, muscles rétracteurs supérieurs.

Fig. 8. — Organes de la cavité antérieure de *Murex brandaris*. — *ga*, gaine de la trompe; T, trompe; *gln*, glandes salivaires normales; *mr*, *m'r'*, muscles rétracteurs; Gl, glande de Leiblein; *ao*, aorte antérieure; Oe, œsophage.

Fig. 9. — Organes de la cavité antérieure de *Murex brandaris*, la gaine de la trompe ayant été soulevée. — *ga*, gaine de la trompe; *gra*, gaine radulaire; *mr*, *mr'*, muscles rétracteurs de la trompe; Ph, pharynx de Leiblein; *cx*, canal excréteur des glandes salivaires normales; Gc, ganglion cérébroïde; GSu, ganglion sus-intestinal; *bo*, diverticulum glandulaires du canal excréteur de la glande de Leiblein.

Fig. 10. — *Pyrula ficus*. — T', trocart; *ga*, gaine de la trompe; T, trompe; J, jabot.

Fig. 11. — *Pyrula ficus*. — T, trompe ouverte; B, bulbe; Gc, ganglion cérébroïde; Gp, ganglion pédieux; *Cx*, canal excréteur des glandes salivaires.

PLANCHE II.

Fig. 12. — *Dolium olearium*, cavité antérieure et trompe ouvertes.

T', trocart; T, trompe; *br*, bourrelet annulaire limitant en arrière les

parois de la trompe et du trocart; B, bulbe; Oe, œsophage; *bo*, boursofflures de la face inférieure de l'œsophage; *poe*, portion détachée de l'œsophage représentant la partie postérieure des poches œsophagiennes; Gc, ganglions cérébroïdes; Gp, ganglions pédieux; GSu, ganglion sus-intestinal; GSo, ganglion sous-intestinal; Gb, ganglion buccal; *bsi*, branche supérieure de la chiastoneurie; *cz*, connectif de la zygoneurie; *ao*, aorte antérieure; *rte*, rétracteurs communs du bulbe.

Fig. 13. — *Rapana bezoar*. — Ga, gaine de la trompe; B, bulbe; *gra*, gaine radulaire; Oe, œsophage; Ph, pharynx de Leiblein; *cs* et *ci*, portions différenciées de l'œsophage; Gl, glande de Leiblein; *gln*, *g'l'n'*, glandes salivaires normales; *gla*, *g'l'a'*, glandes salivaires annexes; Gc, ganglions cérébroïdes; GSu, ganglion sus-intestinal; *bsi*, branche sus-intestinale de la chiastoneurie; *ao*, aorte antérieure.

Fig. 14. — *Pyrula ficus*, cavité antérieure ouverte. — *ga*, gaine de la trompe; J, jabot; *mr*, muscles rétracteurs; T', trocart; Br, branchie; *fb*, fausse branchie; S, siphon; P, pied.

Fig. 15. — *Ranella giganteum*. — T, trompe ouverte; *ga*, gaine de la trompe fixée aux parois céphaliques par des tractus musculaires; B, bulbe; Oe, œsophage; J, jabot; *pc*, pochettes ou boursofflures de la face inférieure de l'œsophage; *ao*, aorte antérieure; *gln*, glande salivaire droite; *g'l'n'*, glande salivaire gauche; *mr*, muscles rétracteurs de la trompe; *rte*, rétracteurs du bulbe; Gc, ganglions cérébroïdes; Gp, ganglions pédieux; GSu, sus-intestinal; *bsi*, branche sus-intestinale de la commissure viscérale.

Fig. 16. — Tête de *Terebra*. — T', trocart dont la partie antérieure située en avant des tentacules est invaginée; P, pied.

Fig. 17. — *Terebra* (espèce B). — T', partie antérieure du trocart invaginé; T, trompe renversée d'avant en arrière; *tbu*, tube buccal contenu dans la trompe; S, sommet du tube buccal.

PLANCHE III.

Fig. 18. — *Conus vicarius*. — T', trocart ouvert; T, trompe ouverte; *ga*, gaine de la trompe; *pl*, repli formé par la gaine pendant l'invagination; *tb*, tube buccal; B, bulbe; *gra*, gaine radulaire; Oe, œsophage; *glv*, glande à venin; *gln*, glandes salivaires normales.

Fig. 19. — *Terebra* de l'espèce A. — T', partie antérieure du trocart invaginé; *gaf*, gaine fixée; *gal*, gaine libre; T, trompe terminée par un dard acéré; *glv*, glande à veine; *cx*, tortillon formé par son canal excréteur; Gc, ganglions cérébroïdes; *gls*, glandes salivaires.

Fig. 20. — *Terebra* de l'espèce A. — T', trocart dévaginé; *gaf*, gaine fixée; *gal*, gaine libre; T, trompe; *tb*, tube buccal; R, renflement bulbo-œsophagien; B, bulbe; *gln*, glandes salivaires normales; *gla*, glandes salivaires annexes; *glv*, glande à venin; *cx*, son canal excréteur; *mr*, muscles rétracteurs de la trompe.

Fig. 21. — *Terebra* de l'espèce B. — T', trocart dévaginé; T, trompe; *tb*, tube buccal; B, bulbe; Gc, ganglions cérébroïdes; *gln*, glandes salivaires.

Fig. 22. — Trompe de *Conus arenatus*. — *tb*, tube buccal plissé et replié en zigzag. — *b*, renflement de la partie inférieure du tube buccal dans lequel débouche le bulbe B; *b'*, renflement de la partie antérieure de l'œso-

phage dans lequel débouche le canal excréteur *cx* de la glande à venin.

Fig. 23. — Appareil proboscidien de *Velutina*. — *ga*, gaine de la trompe; T, trompe cylindro-conique; B, bulbe; *m*, mâchoires; *v*, vestibule.

Fig. 24. — Appareil proboscidien de *Cancellaria cancellata*. — *ga*, gaine de la trompe; T, trompe cylindro-conique.

PLANCHE IV.

Fig. 25. — Bulbe de *Cancellaria cancellata*. — *m*, mâchoires; *tb*, tube buccal; *l*, pointe de la langue; *gra*, gaine radulaire; *Oe*, l'œsophage; *gls*, glandes salivaires; *Gb*, ganglions buccaux.

Fig. 26. — Appareil musculo-cartilagineux du bulbe de Patelle. — *a*, *p*, *ls*, cartilages antérieur, postérieur et latéral supérieur; *ma*, muscles réunissant les cartilages antérieurs (*a*); *ti*, muscles tenseurs inférieurs; *tsm*, tenseurs supérieurs; *tsl*, tenseurs supérieurs latéraux.

Fig. 27. — Face inférieure du bulbe de Patelle montrant les cartilages (*ti*, *ls* et *p*); *le*, membrane élastique; *mtii*, muscles réunissant inférieurement les cartilages *li*; *pli*, *pls*, muscles allant du cartilage postérieur aux cartilages *li* et *ls*; *ti*, tenseur inférieur; *tsm*, tenseur supérieur médian; *fch*, muscle fléchisseur de l'appareil de soutien; *pai*, papillaire inférieur; *gra*, gaine radulaire.

Fig. 28. — Face inférieure du bulbe de Patelle débarrassée de la plupart des muscles précédents et montrant le deuxième plan musculaire *mlis* qui réunit les cartilages *li*; *mtils*, muscles d'union des cartilages *li* et *ls*.

Fig. 29. — Face inférieure du bulbe de Patelle. Le plan musculaire *mlis* ayant été fendu longitudinalement et les bords rabattus, on aperçoit un troisième plan formé par les muscles *ma* et *malsi*; *mpa*, muscles qui réunissent les cartilages *p* aux cartilages *a*.

Fig. 30. — Face inférieure du bulbe de Chiton. — *p*, cartilage postérieur laissant voir, par un orifice en forme de boutonnière, le cartilage *a*; *ti*, cartilage latéral inférieur; *le*, lame élastique; *tsm*, tenseurs supérieurs médians dont les fibres postérieures vont d'un cartilage à l'autre sans se mettre en rapport avec la gaine radulaire *gra*; *ti*, tenseur inférieur; *tsl*, tenseurs supérieurs latéraux; *pai*, muscle papillaire inférieur.

Fig. 31. — Langue de *Nerita Tessellata*. — *li*, *ls*, *p*, cartilages; *pls*, muscles allant du cartilage *p* au cartilage *ls*; *gra*, gaine radulaire.

Fig. 32. — Cartilages de *Nerita tessellata*. — *ti*, tenseur inférieur; *ma*, muscles d'union des cartilages *a*.

Fig. 33. — Cartilages de *Turbo coronatus*.

Fig. 34. — Face inférieure du bulbe de *Fissurella concinna*.

Fig. 35. — Appareil musculo-cartilagineux de *Parmophore*, la lame élastique ayant été fendue dans le sens longitudinal et les bords écartés dans tous les sens. Mêmes lettres que dans les figures précédentes.

PLANCHE V.

Fig. 36. — Face inférieure du bulbe de *Parmophore*. — *le*, portion antérieure réfléchie de la lame élastique; *ti*, tenseur inférieur; *tsm*, tenseur supérieur; *rtb*, rétracteur du bulbe; *pai*, *p'a'i*, papillaires inférieurs; *fch*, fléchisseur des cartilages.

Fig. 37. — Cartilages de l'*Haliotide* avec les principaux tenseurs.

Fig. 38. — Face inférieure du bulbe de l'*Haliotide*. — *St*, sillon marquant la limite en avant du cartilage postérieur.

Fig. 39. — Face latérale du bulbe de l'*Ampullaria insularium* montrant les muscles superficiels qui se détachent du cartilage *li*. En arrière, on aperçoit au-dessous de *mp* les fibres du tenseur supérieur marquées en pointillé; *Sph*, sphincter buccal; *gra*, gaine radulaire; *ao*, aorte antérieure; *c*, *crb*, connectif cérébro-buccal.

Fig. 40. — Bulbe dévaginé d'*Arion rufus*. — *r*, radule; *m*, mâchoire; *o*, orifice de l'œsophage dans le bulbe.

Fig. 41. — Coupe longitudinale du bulbe d'*Helix pomatia*. — *l*, sommet de la langue; *c*, cartilage; *tsm*, tenseur supérieur; *ti*, tenseur inférieur; *Oe*, œsophage; *Bp*, bouchon papillaire; *pas*, papillaire supérieur; *pai*, papillaire inférieur; *rtb*, rétracteur du bulbe.

Fig. 42. — Appareil cartilagineux d'*Helix pomatia* vu de la face inférieure; *li*, saillie correspondant au cartilage *li* des Diotocardes.

Fig. 43. — Cartilages de Buccin.

Fig. 44. — Bulbe de Patelle.

Fig. 45. — Bulbe ouvert d'*Helix pomatia*. La membrane élastique a été fendue et les bords ont été rabattus, le sommet des cartilages a été coupé transversalement un peu en avant des fléchisseurs, pour montrer les relations des tenseurs avec la lame élastique et le fléchisseur *fch*; *tsm*, tenseur supérieur; *tl*, tenseurs latéraux; *ti*, tenseur inférieur; *pai*, papillaire inférieur.

PLANCHE VI.

Fig. 46. — Cartilages de *Murex brandaris*. — *tsm*, tenseur supérieur; *tl*, tenseurs latéraux; *ti*, tenseur inférieur; *rtel*, rétracteur de la membrane élastique; *rtb*, rétracteur du bulbe.

Fig. 47. — Appareil musculo-cartilagineux du Buccin. — *c*, cartilage; *gra*, extrémité postérieure de la gaine radulaire sur laquelle vient se fixer le muscle rétracteur de la papille *rtp*; *pas*, papillaire supérieur; *rtb*, rétracteur des cartilages; *tsm*, *tsm'*, tenseur supérieur divisé en deux faisceaux; *tsl*, tenseur supérieur latéral.

Fig. 48. — Cartilages du Buccin vus de la face inférieure, montrant les trois paires de tenseurs inférieurs *ti* et les deux rétracteurs de la membrane élastique.

Fig. 49. — Face inférieure du bulbe de l'*Haliotide*. — *p*, extrémité antérieure des cartilages postérieurs; *me*, *mo*, *ti*, trois faisceaux de fibres longitudinales; *mp*, fibres superficielles en forme de fer à cheval recouvrant le tenseur supérieur médian *tsm*; *ma*, fibres transversales réunissant les cartilages; *rtel*, *r't'e'l*, rétracteur de la membrane élastique; *pai*, papillaire inférieure; *rtp*, rétracteur de la papille; *Gr*, papille ou gaine radulaire; *le*, membrane élastique faisant hernie entre les muscles *ma* et les fibres du sphincter buccal *sph*; *Gc*, ganglions cérébraux; *Cl*, commissure labiale; *Gl*, ganglions labiaux avec les nerfs qu'ils fournissent au bulbe.

Fig. 50. — Bulbe d'*Helix pomatia* vu de côté, montrant les différents faisceaux de fibres longitudinales et transversales; *Oe*, œsophage; *gra*, gaine radulaire; *c*, *crb*, connectif cérébro-buccal.

Fig. 51. — Face inférieure du bulbe d'*Ampullaria insularium*, les muscles longitudinaux superficiels ayant été enlevés.

Fig. 52. — Face postérieure du bulbe de l'*Arion rufus*, la membrane papillaire ayant été en partie enlevée. — *Gr*, papille; *Oe*, œsophage; *pas*, papillaire supérieur; *pai*, papillaire inférieur; *tsm*, tenseur supérieur; *fx*, faisceau de fibres de la face supérieure qui se continue jusqu'aux cartilages; *rf*, repli de la membrane papillaire qui s'engage entre la partie postérieure des cartilages.

Fig. 53. — Tube digestif de *Nerita plexa*. — *pb*, poches buccales; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes droite et gauche; *gr*, gaine radulaire; *Oe*, œsophage; *v*, ventricule du cœur; *ao*, aorte antérieure traversée par le rectum R; E, estomac; *gls*, glandes salivaires recouvertes par les circonvolutions intestinales; *bsi*, branche sus-intestinale de la chiastoneurie.

PLANCHE VII.

Fig. 54. — Partie antérieure du tube digestif de l'*Ampullaria insularium*, vu de la face inférieure. — B, bulbe; *gr*, gaine radulaire; *li*, cartilage latéral inférieur; *mo*, *mp*, *m'p'*, *m''p''*, fibres longitudinales superficielles; *rtel*, rétracteurs de la membrane élastique; *Oe*, œsophage; J, jabot; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; *gln*, glandes salivaires; *ao*, aorte antérieure et ses ramifications; *Gc*, ganglions cérébroïdes; *Gp*, ganglions pédieux.

Fig. 55. — *Cyclophorus volvulus*. — *Oe*, œsophage; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; *gln*, *g'l'n'*, glandes salivaires; *ao*, aorte; *gr*, gaine radulaire contenue dans l'aorte.

Fig. 56. — *Paludine vivipare*. — B, bulbe; *Oe*, œsophage; *gr*, gaine radulaire; *Gb*, ganglions buccaux; *ao*, aorte antérieure; *rtp*, rétracteur de la papille; *rtel*, rétracteur de la membrane élastique; *rtb*, rétracteur du bulbe.

Fig. 57. — Bulbe et gaine radulaire de l'*Ilalioide*. — *pas*, papillaire supérieur.

Fig. 58. — Coupe transversale de la gaine radulaire de l'*Helix pomatia*; *mex*, membrane papillaire externe; *min*, membrane interne; entre ces deux membranes se trouvent les muscles papillaires *pas* et *pai*, et des lacunes sanguines formant un cercle externe *lx* et un cercle interne *lin*; *epe*, épithélium externe; *msb*, membrane subradulaire sécrétée par l'épithélium externe; *mb*, membrane élastique formée par les odontoblastes; *d*, dents de la radule; *cut. i*, cuticule interne, homologue de *msb*; *epi*, épithélium interne qui se continue en haut avec l'épithélium externe; *Bp*, bouchon papillaire formé par prolifération de la couche conjonctive interne *min*.

Fig. 59. — Muscles rétracteurs de l'*Helix pomatia* et leur innervation. — *rb*, rétracteur du bulbe; *fl*, faisceau rétracteur commun du pied et des tentacules; *rp*, rétracteur du pied; *rc*, rétracteur commun des tentacules; *rT*, rétracteur du grand tentacule; *rt*, rétracteur du petit tentacule; 1, nerf allant du ganglion pleural au ganglion cérébroïde; 3, nerf du rétracteur du bulbe; 4, branche d'anastomose; 5, nerf du rétracteur commun des tentacules; 2, nerf du petit tentacule; *c.erb*, connectif cérébro-buccal.

PLANCHE VIII.

- Fig. 60. — Patelle vulgaire. — B, bulbe; J, jabot; *pb*, poches buccales; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; *cx*, canal excréteur des glandes salivaires; *bsi*, branche supérieure de la chiastoneurie.
- Fig. 61. — Œsophage de Patelle ouvert; *pb*, poches buccales divisées en deux parties *pba*, *pbp*; *bsd*, *bsg*, *bid*, *big*, bourrelets supérieurs et inférieurs; *mt*, membrane plissée de forme triangulaire correspondant à la languette inférieure des Diotocardes.
- Fig. 62. — Haliotide. — *pb*, poches buccales; *pro*, *pro'*, prolongements antérieurs des poches œsophagiennes; *gln*, glandes salivaires; *bsi*, branche supérieure de la chiastoneurie.
- Fig. 63. — Haliotide. — Œsophage et bulbe ouverts. — *pb*, poches buccales; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; *lus*, languette ou luette supérieure; *lui*, languette inférieure; *bsd*, bourrelet supérieur droit; *bsg*, bourrelet supérieur gauche; *bi*, bourrelet inférieur présentant de chaque côté de la ligne médiane de nombreux replis obliques.
- Fig. 64. — Cyclophorus volvulus. — Cavité antérieure ouverte; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; *glsd*, glande salivaire droite; *glsq*, glande salivaire gauche; *Oe*, œsophage; *bsi*, branche supra-intestinale de la chiastoneurie; *ao*, aorte.
- Fig. 65. — Bulbe de Cyclophore ouvert. — *m*, mâchoire; *r*, radule; *pb*, poches buccales; *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs; *bid*, *big*, bourrelets inférieurs; *pod*, partie antérieure de la poche œsophagienne droite; *S*, partie de cette poche détachée de l'œsophage; *O*, orifice faisant communiquer les deux régions.
- Fig. 66. — Ampullaria insularium. — *gls*, glande salivaire droite soulevée pour montrer la poche droite *pod* et le ganglion buccal *Gb*; *Oe*, œsophage se continuant sur le jabot par une bande spirale *ba*; *pr*, prolongement sous-œsophagien du jabot.
- Fig. 67. — Bulbe d'Ampullaria insularium ouvert. — *m*, mâchoire; *r*, radule; *bsd*, *bsg*, *bid*, *big*, bourrelets; *pod*, partie antérieure de la poche œsophagienne droite; *S*, partie postérieure détachée de l'œsophage.

PLANCHE IX.

- Fig. 68. — Partie antérieure du tube digestif d'Ampullaria insularium; *gls*, glandes salivaires; *pod*, extrémité de la poche œsophagienne droite; *bsi*, branche supra-intestinale de la commissure viscérale; *J*, jabot; *ao*, aorte antérieure.
- Fig. 69. — Xénophore. — B, bulbe; J, jabot; *Gui*, ganglion sus-intestinal; *Soi*, ganglion sous-intestinal; *bsi*, branche supra-intestinale; *ao*, aorte; *glsd*, *glsq*, glandes salivaires droite et gauche; *aïd*, cou formé par allongement intercalaire dorsal.
- Fig. 70-71. — Strombus gibberula. — T, trompe; B, bulbe; J, jabot; *Gc*, ganglion cérébroïde; *Soi*, ganglion sous-intestinal; *Gui*, ganglion sus-intestinal; *ao*, aorte; R, rectum.
- Fig. 72. — Partie antérieure du tube digestif de Cypræa arabica. — B, bulbe; D, dilatation de la face inférieure de l'œsophage; *bsd*, *bsg*, bourrelets; J, jabot; *ss'*, saillies antérieures du jabot.

- Fig. 73. — Bulbe ouvert de *Ranella giganteum*. — *bsd*, *bsg*, *bid*, *big*, bourrelets; *pod*, *pog*, parties antérieures des poches œsophagiennes conduisant dans le canal inférieur de l'œsophage; O, orifices des pochettes que présente cette face inférieure.
- Fig. 74. — Jabot de *Cassis saburon* ouvert. — *bsd*, *bsg*, bourrelets supérieurs; *bi*, bourrelet inférieur; *bl*, partie glandulaire de couleur blanche; *br*, partie glandulaire de couleur brune.
- Fig. 75. — Partie postérieure de la glande sous-œsophagienne impaire de *Dolium olearium*. — *bsd*, *bsg*, *bi*, bourrelet; *rr'*, portions glandulaires; *e*, partie non glandulaire.

PLANCHE X.

- Fig. 76. — Partie antérieure du tube digestif de *Iopas sertum*. — Oe, œsophage; Ph, pharynx de Leiblein; *gls*, glande supplémentaire; Gl, glande de Leiblein; *gln*, glandes salivaires normales; *gla*, glandes salivaires annexes; Ge, ganglions cérébroïdes.
- Fig. 77. — Glande de Leiblein de *Purpura lapillus*. — A, partie antérieure de la glande; P, partie postérieure; *ss'*, impressions dues à l'œsophage et à l'aorte.
- Fig. 78. — Bulbe et œsophage de *Dolium olearium* ouverts. — *bsd*, *bsg*, *bi*, bourrelets; *pod*, *pog*, poches œsophagiennes; Poe, glande impaire sous-œsophagienne représentant la partie postérieure des poches œsophagiennes.
- Fig. 79. — Partie antérieure du tube digestif de *Bulla ampulla*. — B, bulbe; Oe, œsophage; G, gésier dans sa position naturelle, présentant sa face droite en haut; 1, 1', 2, 4, lobes du gésier; *gln*, glande salivaire droite; GSu, ganglion sus-intestinal; GSo, ganglion sous-intestinal; *bsi*, branche supra-intestinale de la chiastoneurie; *ao*, aorte antérieure.
- Fig. 80. — Face supérieure du gésier de *Bulla* ramenée en haut par une torsion de 90° dans le sens des aiguilles d'une montre; *gln*, *g'l'n'*, glandes salivaires; 1 et 1', lobe supérieur du gésier divisé en deux parties par la branche d'anastomose *le* des glandes salivaires.
- Fig. 81. — Face inférieure du gésier de *Bulla* montrant les lobes symétriques 2 et 3.
- Fig. 82. — Gésier de *Bulla* ouvert par la face inférieure. — *p*₁ *p*₂ *p*₃, les trois grandes plaques chitineuses; *p'*₁ *p'*₂ *p'*₃, les trois paires de petites plaques; 1, 2, 3, les trois lobes correspondant aux trois grandes plaques.
- Fig. 83. — *Aplysia punctata*. — B, bulbe; JJ', parties antérieure et postérieure du gésier; *gln*, glande salivaire droite dont l'extrémité est située sous le gésier; *g'l'n'*, glande salivaire gauche dont l'extrémité est ramenée au-dessus du gésier; C, bord antérieur de la coquille; *or* et *ve*, oreillette et ventricule du cœur; *ao*, aorte antérieure; *bsi*, branche supra-intestinale de la chiastoneurie.
- Fig. 84. — *Scaphander* retiré de sa coquille. — Bc, bouclier céphalique; G, gésier; p, péricarde; B, bandelette représentant le plafond de la cavité respiratoire; *ab*, ligne selon laquelle cette bandelette est rattachée au dos de l'animal; Sp, organe spiral; O, orifice conduisant dans son intérieur; Br, branchie; Og, orifice génital; A, anus.



DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Variations de la structure d'une même tige suivant le milieu dans lequel cette tige s'est développée.

GÉOLOGIE. — Caractères généraux des terrains jurassiques de Franche-Comté.

Vu et approuvé :

Paris, le 14 janvier 1898.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX

Vu et permis d'imprimer :

Paris, le 14 janvier 1898.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD





Masson et C^{ie}, Éditeurs

Bosnori lith



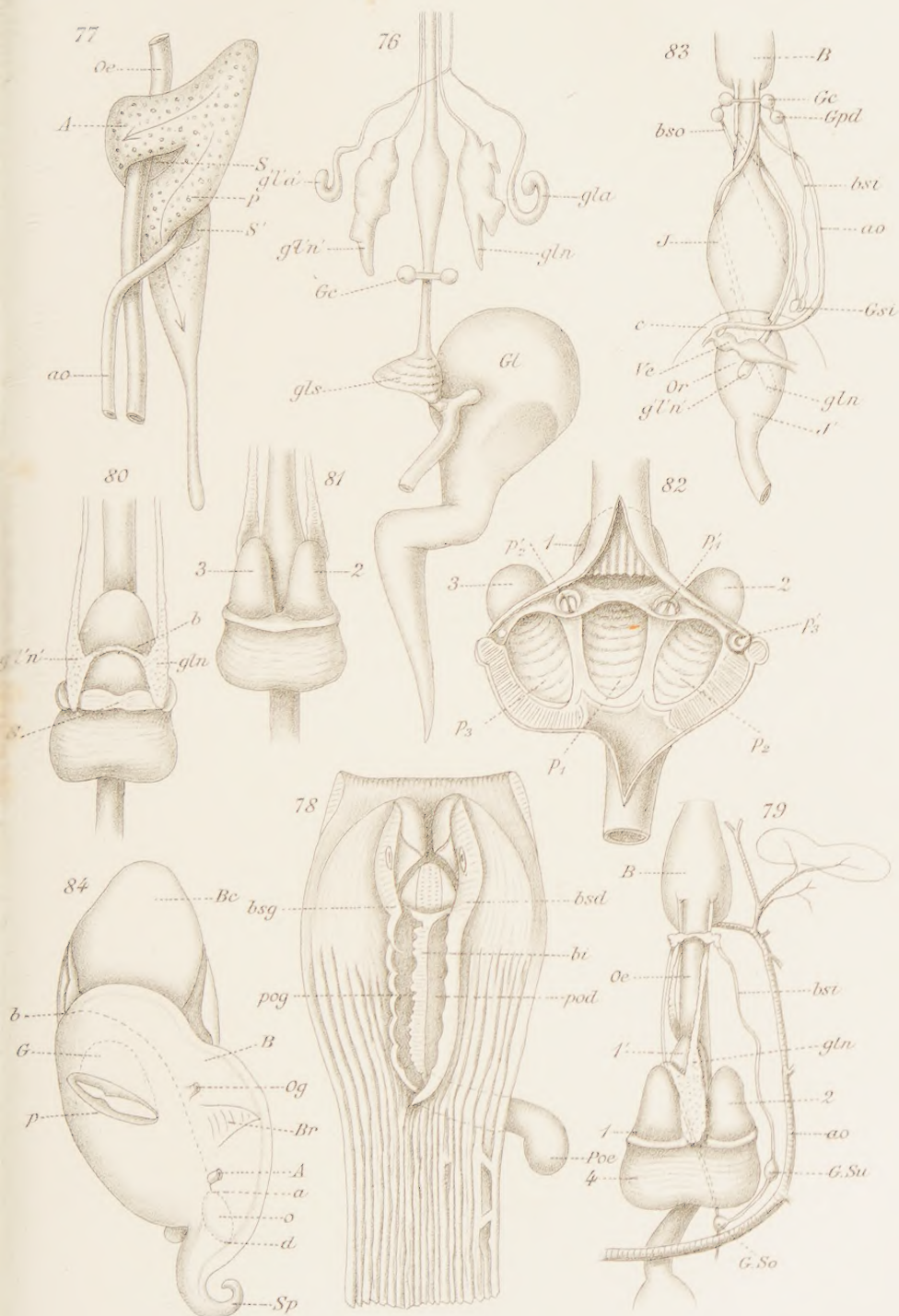
Musculi et siphoni

et siphoni

et siphoni







CORVEN. Imprimerie Ed. CARRÉ.